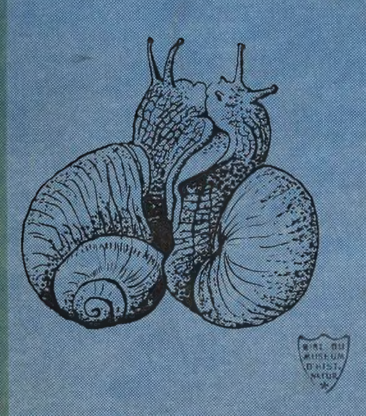
HALIOTIS



1971 _ VOL. 1 _ N° 2.



COLLOQUES DE CAEN _ sept. 1970

_ SEXUALITE _ PALEOECOLOGIE ET ECOLOGIE _

Publié par la Société Française de Malacologie

HALIOTIS

1er CONGRES de la SOCIETE FRANCAISE de MALACOLOGIE
CAEN, 7-12 septembre 1970

1ère partie

COLLOQUE SUR L'ECOLOGIE ET LA PALEOECOLOGIE DES MOLLUSQUES

2ème partie

COLLOQUE SUR LA SEXUALITE DES MOLLUSQUES



1 ère partie

COLLOQUE

sur

L'ÉCOLOGIE ET LA PALÉOÉCOLOGIE

DES MOLLUSQUES

Haliotis, vol. 1, n° 2, p. 65-103, (1971).

PALEOECOLOGIE ET ECOLOGIE DES MOLLUSQUES

DANS LES COMPLEXES RECIFAUX CORALLIENS

par J. C. Fischer[a] *et B. Salvat*[b]

Introduction

Quels ont été, durant les temps géologiques, et quels sont actuellement les Mollusques caractéristiques des milieux récifaux coralliens ? Quelle est leur importance ? Quelles places occupent-ils et quels rôles jouent-ils dans de tels milieux ?

Malgré l'intérêt si fréquemment suscité par les Mollusques dits récifaux ou corallophiles, les réponses à ces questions posent certaines difficultés en raison du peu de précisions que nous possédons encore sur leur biologie et sur leur écologie.

Aussi croyons-nous utile de présenter une mise au point des principales données jusqu'ici publiées sur ce sujet en établissant la nature des liens qui ont uni ou qui unissent certains Mollusques au complexe récifal corallien, afin de dégager l'essentiel de nos connaissances à cet égard et avec l'espoir qu'un tel bilan puisse servir de base à de nouvelles recherches.

On ne peut traiter des Mollusques dans les complexes récifaux coralliens sans avoir défini au préalable quelles sont les caractéristiques essentielles, biotiques et abiotiques, de ces milieux. La première partie de notre exposé consistera donc à rappeler quels sont les organismes constructeurs, comment se présente la morphologie des récifs (fossiles et actuels), quelles sont leurs exigences et comment se répartissent les substrats en milieux récifaux coralliens. Le point le plus délicat sera de délimiter notre sujet, et nous ne saurions trop insister sur l'intérêt de paragraphe s'y rapportant, dans lequel nous précisons nettement ce que nous entendons, à l'état fossile comme actuellement, par complexe récifal corallien.

La seconde partie sera consacrée à l'examen de la composition, de la répartition et de l'importance des peuplements malacologiques dans les milieux considérés. Il apparaîtra tout d'abord que les Mollusques parasites de Madréporaires hermatypiques ne sont le fait que de quelques espèces. L'étude paléoécologique et écologique sera ensuite abordée par l'examen des biotopes, présentation qui nous est apparue préférable à la division habituelle en récifs submergés, barrières et frangeants. Les conditions de milieu sont en effet trop variables selon les époques et les lieux pour que ces types morphologiques permettent de recouvrir des ensembles homogènes du point de vue bionomique. Par contre, les quelques zones étudiées ici, du récif proprement dit ou des sédiments meubles biogènes, ont l'avantage de se retrouver en totalité ou au moins partiellement selon les époques ou les régions considérées, et chacune d'elles correspond à des conditions de milieu relativement uniformes. Pour les substrats durs des récifs actuels, nous distinguerons la pente externe, la crête algale caractéristique

a) Institut de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
b) Laboratoire de Biologie Marine et de Malacologie, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris.

des récifs fortement battus du Pacifique, le platier vivant, le platier mort ou dalle corallienne, et la zone supérieure. Pour les sédiments meubles, fossiles ou actuels, la distinction sera faite entre les sédiments consolidés par la végétation (algueraies ou herbiers) et les sédiments meubles non consolidés. La zone intertidale et les eaux périrécifales seront traitées accessoirement.

L'importance respective des Bivalves et des Gastropodes, dans les différentes zones ou biotopes du complexe récifal, constituera l'une de nos préoccupations majeures, de même que le régime alimentaire des Mollusques vivant actuellement dans ces milieux.

L'importance des Mollusques dans les complexes récifaux coralliens fera l'objet du dernier chapitre, au cours duquel nous rappellerons le rôle des Mollusques dans la destruction aussi bien que dans la construction des récifs, et préciserons leur abondance dans certains biotopes coralliens ayant donné lieu à des prospections quantitatives encore rares actuellement.

Pour la nécessité de l'exposé, nous avons cru préférable de traiter conjointement, dans chacune des parties de notre étude, ce qui a trait aux milieux fossiles et actuels. Mais, agissant ainsi, nous n'avons cependant cherché à établir aucune correspondance analogique rigoureuse entre les uns et les autres. En effet, les équilibres bio-physiographiques qui ont prévalu aux diverses périodes géologiques, et ceux que nous constatons à l'époque actuelle, peuvent avoir été trop différents dans le détail pour que l'on puisse songer à interpréter d'emblée les premiers à la seule lumière des seconds. En outre, les moyens et les méthodes d'investigation sont trop disparates pour qu'il soit toujours possible d'analyser comparativement les phénomènes du passé et ceux du présent, même dans un domaine aussi particulier que celui des formations récifales coralliennes. Nous nous sommes en fait beaucoup plus attachés à l'aspect descriptif qu'à l'aspect interprétatif, la description constituant le point de départ indispensable à toute étude sérieuse, et l'interprétation nécessitant des études de détail que nous ne possédons pas encore en nombre suffisant.

I - LE MILIEU RECIFAL CORALLIEN

A - Définition préalable et limitation du sujet

Le terme de récif (qui peut être employé dans le sens d'écueil), désigne normalement un relief sous-marin, plus ou moins profondément immergé ou affleurant à la surface de l'eau. Ce terme sous-entend cependant, dans son acception générale actuelle, et bien que son éthymologie ne l'implique pas, une formation construite par des être vivants. Lorsqu'il s'agit de formations non stratifiées et construites par des organismes fixés en superposition, on peut lui substituer les termes de bioherme ou de biostrome selon que l'édification verticale est supérieure ou inférieure à l'extension horizontale (voir G. Lucas, 1970).

Cette première distinction soulève assez peu de difficultés dans la nature actuelle, nos récifs coralliens en zone intertropicale étant des biohermes. Mais à l'état fossile, il peut arriver que d'anciens biohermes apparaissent moins puissants qu'étendus s'ils ont été abrasés par démantèlement, ou, inversement, qu'une formation biostromale présente une puissance anormale, simplement due à sa durée dans un environnement à forte accumulation sédimentaire (récifs indentés). Les Madréporaires, dans les temps géologiques comme actuellement, ne sont pas les seuls à avoir construit et à construire de telles formations. Les biohermes ou biostromes non coralliens, tels que ceux dus pour l'essentiel à des Algues calcaires, à des Spongiaires, à des Bryozoaires, et même à des Mollusques (Rudistes) (1) pour prendre quelques exemples géologiques, et les formations actuelles élaborées par des Annélides Polychètes Serpulidae (Japon) ou des Mollusques Gastropodes Vermetidae (Bermudes), ne seront pas pris en considération dans ce travail qui se limite aux formations récifales proprement coralliennes. Les constructions précédentes sont, du reste, le plus souvent oligo- ou monostoeiques (G. Lucas, 1970) c'est-à-dire construites par une très faible diversité d'organismes ou même par une seule espèce.

En outre, il existe, dans les sédiments géologiques aussi bien que dans la nature actuelle, quantité de bancs à Polypiers, de milieux coralligènes, de prairies à Madréporaires, qui ont pu être plus ou moins formellement attribués à des édifices construits. Du point de vue géologique en particulier, il a parfois suffi qu'une assise renferme un nombre relativement important de Coraux pour que l'ensemble du sédiment et du peuplement soit qualifié de pararécifal (voire de récifal franc) ; alors qu'il s'agit le plus souvent de fonds organo-détritiques où des Madréporaires et d'autres organismes ont pu coexister de manière à peu près indépendante, en dehors de toute influence proprement récifale mais en bénéficiant simplement, en commun, de certains facteurs favorables.

L'examen de ces divers ensembles, pour intéressant qu'il serait du point de vue malacologique, nous entrainerait cependant beaucoup trop loin.

Aussi croyons-nous préférable, pour le sujet qui nous intéresse, de limiter le cadre de cette étude aux récifs et complexes récifaux coralliens proprement dits, considérés en tant que milieux de vie et de sédimentation déterminés par l'activité des Madréporaires constructeurs.

---

(1) - Rappelons à cette occasion que le phénomène récifal (ou plutôt biostromal) des Rudistes, durant le Crétacé, se situe parallèlement à celui des Madréporaires ou d'autres organismes constructeurs (Algues calcaires ou Hydrozoaires), mais sans qu'il y ait eu de liens réellement communautaires entre Rudistes et Madréporaires : on pourrait parler plutôt, sinon d'une concurrence, mais tout au moins d'une alternance entre les uns et les autres, en fonction de facteurs édaphiques parmi lesquels la qualité du substrat semble avoir joué un rôle déterminant (B. Milovanovic, 1933 ; G. Astre, 1957 ; Dechaseaux et Sornay, 1960 ; R. Freund, 1965 ; J. Philip, 1965).

B - Les organismes constructeurs

Dès le Cambrien inférieur sont apparues quelques formations biostromales, construites par des Cyanophycées (stromatolithes) ou par des Archaeocyathes ; mais c'est seulement à partir du Silurien supérieur que se sont véritablement constitués les premiers récifs coralliens comportant des Anthozoaires (Tabulés et Tétracoralliaires) ; ceux-ci pourtant, et durant toute la suite des temps paléozoïques, n'ont encore que très peu contribué à l'édification des complexes récifaux (J. W. Wells, 1957, p. 773) dont les Algues (Cyanophycées, Rhodophycées) et les Hydrozoaires (Stromatoporoidea) ont eté les principaux constituants.

Ces premiers types de Coraux (Tabulés et Tetracoralliaires) ont été relayés, à partir du Trias moyen, par les Hexacoralliaires Actiniaires Sclératinides qui, dès leur apparition, paraissent avoir été en majeure partie hermatypiques, c'est-à-dire possédant dans leur tissu des algues symbiotiques, les zooxanthelles : citons en particulier les Astrocoeniidae *(1), Thamnasteriidae* et Stylinidae. C'est, cependant, surtout à partir du Jurassique moyen que ce sont développés les Hexacoralliaires constructeurs de récifs : du Bajocien-Bathonien date l'apparition des Calamophylliidae, Synastreidae *, Microsolenidae, Amphiastreidae, Rhipidogyridae ; du Jurassique supérieur datent les Haplaraeidae, Actinacididae et Faviidae * ; les Siderastreidae *ont débuté au Crétacé inférieur ; la fin du Crétacé et surtout le Tertiaire (plus précisément la fin de l'Eocène) ont vu l'apparition ou le développement des Pocilloporidae *, Acroporidae *, Agariciidae *, Fungiidae *, Poritidae *, Meandrinidae *, Mussidae *, et Eusmiliinae *(J. H. Wells, 1956).

Les récifs coralliens ainsi constitués de Scleratiniaires hermatypiques à partir du Mésozoïque renferment, en outre, rappelons-le, divers organismes dont l'action constructrice apparaît d'importance variable : tels sont en particulier les Algues calcaires Cyanophycées, Rhodophycées (Solénoporacées jusqu'au Crétacé supérieur, Corallinacées ensuite) ou Dasycladacées, les Calcispongea, les Stromatoporoidea (jusqu'au Crétacé supérieur), les Octocoralliaires, les Bryozoaires, les Annélides, les Mollusques.

Les formations récifales, qualifiées de coralliennes, et actuellement construites ne le sont pas non plus exclusivement par des Sclératiniaires. Les Algues calcaires, particulièrement les Rhodophycées puissamment calcifiés, jouent un très grand rôle dans la construction elle-même et pas seulement dans sa consolidation. Leur rôle est prédominant dans certaines parties de l'édifice comme le front des récifs au vent des atolls du Pacifique, mais il est moindre dans les récifs Atlantique. On peut considérer que Sclératiniaires et Algues calcaires sont les deux groupes essentiels à la construction de la charpente récifale. Les autres groupes n'ont qu'un rôle secondaire, qu'il s'agisse de formes fixées ou libres dont les squelettes s'accumulent et participent à l'édification de l'ensemble récifal, bien que leur importance relative varie en fonction des conditions de milieu; citons les Mollusques, les Alcyonides, les Foraminifères, les Spongiaires, les Echinodermes, sans oublier les Chlorophycées calcaires.

L'ensemble récifal actuel est dominé en fait par la végétation photosynthétique, qu'il s'agisse des Algues calcaires elles-mêmes ou des Algues symbiotiques vivant dans les tissus des Madrépores ou des Algues chlorophycées filamenteuses présentes dans le squelette des coraux (2). Les atolls, complexes récifaux coralliens typiques, vivent pratiquement sur eux-mêmes ; l'apport planctonique des eaux du large est extrêmement faible et toute la chaîne trophique repose sur la synthèse chlorophyllienne réalisée par les végétaux du complexe récifal. Il est cependant probable que la proximité des terres émergées, entraînant la présence d'éléments nutritifs terrigènes dans l'eau de mer, constitue un facteur favorable à l'épanouissement des organismes constructeurs et à l'ensemble des espèces du

---

(1) - L'astérisque indique les familles qui se sont prolongées jusque dans la nature actuelle.

(2) - Rappelons que ODUM H. T. et E. P. (1955) avaient constaté qu'en moyenne les parties vivantes des coraux contenaient trois fois plus de tissu végétal qu'animal.

récif. Le protoplasme élaboré grâce à la symbiose entre les Zooxanthelles et les coraux passe ensuite dans les différents maillons de la chaîne trophique dont certains, dans les récifs coralliens, sont de véritables impasses. Deux faits importants pour l'équilibre trophique du complexe récifal doivent être signalés : l'émission massive de zooxanthelles par les coraux a été constatée lorsque ceux-ci se trouvent dans des conditions particulières défavorables (jeûne, chaleur, baisse de salinité) (voir Yonge et Nicholls, 1931 - T. F. Goreau, 1964). La généralisation d'un tel phénomène, peut-être plus fréquent qu'on le pense, permettrait de concevoir l'édifice trophique du complexe récifal sous un aspect nouveau. Il faut également souligner l'importance considérable que paraît avoir dans la formation récifale la production de mucus et d'agrégats organiques par les coraux hermatypiques (R. E. Johannes, 1967, puis Peres et Picard, 1969, Qasim et Sankaranarayanan, 1970), substances nutritives reprises ensuite par de nombreux organismes et notamment par des Mollusques ainsi que nous le verrons.

C- Classification, morphologie et milieux du complexe récifal corallien

Ainsi qu'il en est pour toute classification, celle qui concerne la morphologie des récifs comporte de nombreuses exceptions et admet toutes sortes de cas limites ou d'intermédiaires dont la nature actuelle illustre maints exemples. En outre, les affleurements géologiques n'offrent que bien rarement la possibilité de saisir les limites d'extension et la morphologie complète des récifs fossiles (voir P. Rat, 1968).

Il apparaît cependant nécessaire de rappeler brièvement quelle est la classification des récifs actuels et comment se présentent les récifs fossiles.

La classification habituelle du récif est artificielle mais pratique. On comprend mieux l'existence de tous les cas intermédiaires depuis que la théorie de la subsidence a été remise à l'honneur par les forages profonds effectués dans les atolls et atteignant le socle basaltique en traversant plusieurs centaines de mètres de madrépores, ce qui contredit l'explication de l'origine des atolls par la seule théorie de l'eustatisme glaciaire. Les formations récifales ci-dessous désignées peuvent se succéder dans le temps en fonction des mouvements tectoniques, epeirogéniques et eustatiques : récif frangeant bordant le rivage, récif barrière délimitant entre lui et le rivage un lagon généralement peu profond et calme, récif submergé en plein océan, atoll c'est-à-dire formation entièrement et exclusivement organogène en surface, à partie émergée d'altitude inférieure à 7 mètres et dont la bordure externe encercle généralement un lagon aux eaux calmes et à forte sédimentation. Ces formations récifales sont directement comparables car analogues. La seule différence entre le récif barrière d'une île haute et un atoll est l'absence de l'île volcanique centrale dans le second, ce qui ne change rien aux récifs eux-mêmes. Parmi les autres formations typiques actuellement existantes, citons le "bank reef" (F. G. Smith, 1948) intermédiaire entre le récif barrière et le récif frangeant, et le "bank barrier" (J. F. Storr, 1955). Récifs barrières et bordures d'atolls peuvent présenter différentes structures : ils peuvent être émergés à marée haute avec ou sans végétation, ou émergés à marée basse seulement, ou continuellement submergés et à fleur d'eau à marée basse, ou encore échancrés (passe des atolls et des récifs barrières).

La figure 1 indique les principales parties des formations récifales coralliennes d'île haute volcanique ou d'atoll, internationalement adoptées (H. S. Ladd et coll., 1950 ; J. I. Tracey et coll. 1955 ; H. J. Wiens 1962; J.P. Chevalier et coll., 1968). A la suite d'études récentes sur les récifs de Madagascar, une classification horizontale par ensembles a été proposée par J. Picard (1967), comprenant du large vers le rivage : Prélittoral, Frontorécifal, Epirécifal, Postrécifal et Frontolittoral. Les schémas ci-dessous ne peuvent rendre compte de toutes les zones existantes dans les complexes récifaux, zones sur lesquelles nous reviendrons à propos de l'écologie des Mollusques. Notons simplement les principales zones des deux types de substrat, dur et meuble.

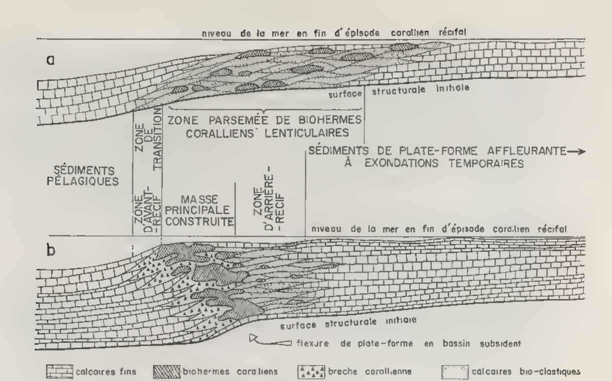


Fig. 1 - Schéma des complexes récifaux coralliens fossiles (Mésozoïque).
(a, biohermes lenticulaires de mer ouverte en phase transgressive ; b, construction corallienne en bassin subsident).

1° - LE SUBSTRAT DUR RECIFAL, qui peut comprendre des zones très vivantes et des zones moyennement ou totalement mortes : la pente externe du récif barrière et des bordures d'atoll est toujours une partie bien vivante et en position de croissance, elle est dominée par les madrépores jusqu'à 40-60 mètres de profondeur. La zone frontale pour les bordures récifales émergeante ou à fleur d'eau à marée basse, est une zone sur laquelle se brisent les vagues et qui est souvent entaillée de sillons ; les Algues y sont dominantes sur les récifs au vent du domaine Indo-Pacifique et cette zone a reçu plusieurs appellations (crête algale, bordure externe, crête à Porolithon, algal ridge, reef front). Le platier vivant est submergé par quelques décimètres d'eau à marée basse et les madrépores sont à nouveau dominants. Le substrat dur récifal mort se rencontre, d'une part, dans les mêmes milieux que précédemment, où il est limité aux colonies madréporiques mortes, mais aussi sous l'aspect de grandes surfaces de dalles coralliennes comme les platiers morts de certains atolls du Pacifique. Ceux-ci se prolongent généralement par une zone supérieure constituée d'éléments détritiques très grossiers, souvent consolidés, qui constitue le substrat dur récifal mort de l'étage supralittoral, au-dessus du niveau de haute mer moyenne.

2° - LE SUBSTRAT MEUBLE, allant des sédiments grossiers aux plus fins, les premiers immédiatement en arrière du récif barrière et instables en raison des actions hydrodynamiques, relayés par les seconds qui peuvent être fixés par la végétation sous-marine. La zone intertidale de sédiments meubles correspond soit à des plages constituées d'éléments biogènes, soit à la mangrove aux conditions de milieu estuariennes. Les lagons d'îles hautes entre récif barrière et récif frangeant sont le lieu d'affrontement de conditions récifales et continentales (ou plus exactement terrigènes) alors que les lagons d'atolls où il n'existe aucune influence terrigène constituent un faciès particulier à sédimentation intense.

La distinction entre récifs au vent et sous le vent n'est pas abordée ici. Les formations récifales édifiées en bordure de continents ou d'îles hautes volcaniques, présentent une plus grande richesse de faciès que celles élaborées en dehors de toute influence terrigène. Les matières organiques abondamment rejetées par les rivières déterminent, entre autre, avec une certaine dessalure, la présence de sédiments vaseux riches en matières organiques, de mangroves qui n'existent pas dans les atolls, par exemple, de sorte que la variété des milieux entraîne une plus grande variété faunistique.

Après ces rappels indispensables pour exposer clairement nos données écologiques actuelles sur la faune malacologique des complexes récifaux coralliens, venons-en aux formations géologiques analogues.

Au Paléozoïque, et à l'exception des formations dolomitisées (parfois extrêmement vastes mais dans lesquelles il est généralement bien difficile d'apprécier la part revenant aux Madréporaires), les récifs à Tabulés et Tetracoralliaires se présentent le plus souvent en masses lenticulaires simples, assez restreintes (de quelques mètres à quelques centaines de mètres de diamètre), plus ou moins circulaires et relativement peu épaisses. Ces récifs, fréquemment juxtaposés ou échelonnés en séries, se situent dans des sédiments argileux ou calcaires sur lesquels ils ne semblent pas avoir exercé d'influence directe (W. H. Twenhofel, 1950 ; M. Lecompte, 1952).

Au Mésozoïque, indépendamment des simples pinacles de dimensions réduites, dont nous pensons qu'ils se situaient en mers ouvertes, les complexes récifaux à Hexacoralliaires paraissent avoir présenté dans l'ensemble une morphologie également différente du type frangeant que du type barrière ; soumis à des phases épéirogéniques plutôt que tectoniques, et apparemment liés à des hauts fonds plutôt qu'à des rivages, ils se présentent en masses coralliennes non stratifiées, plus ou moins étendues (de quelques centaines de mètres à quelques dizaines de kilomètres) et discontinues, avec cavités et chenaux, et accompagnées de milieux inter- ou péri- récifaux calcaires assez comparables aux modèles actuels. Il est alors parfois possible de distinguer un avant-récif, une masse principale construite et un arrière-récif (voir fig. 2). Les édifices coralliens proprement dits, dépourvus de toute trace de crête algale, pourraient être comparés aux actuels récifs submergés dans la mesure où leur rôle d'obstacle n'apparaît pas nettement ; les formations d'arrière-récif, qui peuvent s'étendre extrê-

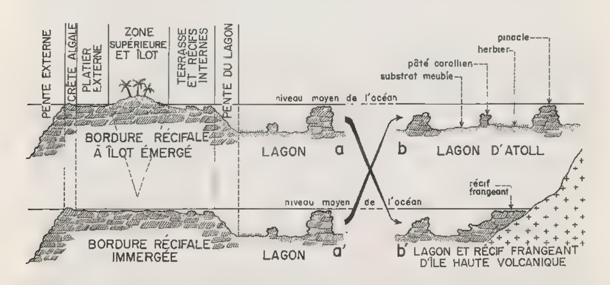


Fig. 2 - Schéma des complexes récifaux coralliens actuels (Pacifique).
(Les portions a et a' sont respectivement des bordures récifales émergée d'une part, et submergée d'autre part, qui peuvent être rencontrées soit dans les atolls auquel cas il faut les raccorder à b, soit à proximité d'îles hautes volcaniques (ou de continent) auquel cas il faut les rattacher à b'.

mement loin, ne présentent à peu près jamais les caractéristiques d'un lagon (1). Il ne semble pas qu'il y ait eu, au Jurassique, de formations en atolls véritablement bien caractérisées (2), et aucune de celles qui ont été décrites dans le Crétacé ne peuvent être attribuées à l'activité de Madréporaires constructeurs (E. Bourgeat, 1886, 1887 ; J. W. Arkell, 1936 ; A. Carozzi, 1955 ; Rutten et Jansonius, 1956 ; J. W. Wells, 1957 ; R. Enay, 1965 ; Menot et Rat, 1967).

Les récifs côtiers, de type frangeant, ne semblent pas avoir existé de manière certaine avant l'Oligocène, et il faut probablement attendre une époque plus récente encore pour l'apparition des atolls coralliens ; il est bien difficile de dire quand ceux-ci se sont véritablement développés, mais il est assez probable que quelques-uns des atolls actuels ont débuté dès le Pléistocène, peut-être même dès le Miocène ou l'Eocène : les forages profonds réalisés dans les îles de l'Océan Pacifique ont permis de mettre en évidence, selon leurs auteurs, des dépôts coralliens datant du Miocène pour la plupart d'entre eux et même exceptionnellement de l'Eocène supérieur, rencontré à plus de 900 m de profondeur sous l'atoll d'Eniwetok -cet Eocène correspondrait à des dépôts de pente externe pour l'un des forages et à des dépôts peu profonds pour l'autre forage- (P. E. J. Cloud, 1959 ; S. O. Schlanger, 1963 ; H. S. Ladd, 1966 ; Ladd, Tracey et Gross, 1970).

D - Distribution et conditions d'existence des récifs coralliens

Indiquons préalablement que les récifs coralliens des temps géologiques que nous localisons actuellement dans certaines régions du monde se sont formés sous des latitudes et longitudes parfois très différentes de celles sous lesquelles il se trouvent aujourd'hui, par suite de la dérive des plaques continentales et des théories récentes de l'expansion des fonds océaniques et des crêtes médianes océaniques génératrices.

Dès leur apparition, au Silurien supérieur, les formations récifales à Tabulés et Tétracoralliaires se répandent en Amérique du Nord, en Europe centrale et nord-orientale, au Japon et en Australie. En net recul durant le Dévonien inférieur, elles connaissent une nouvelle expansion au Dévonien moyen où elles gagnent l'Afrique, puis régressent ensuite par étapes pour s'éteindre définitivement au Permien.

Les premiers récifs à Hexacoralliaires, apparus dans les mers mésotriasiques d'Europe occidentale, sont demeurés assez rares et de dimensions très réduites jusqu'à la fin du Lias. Il faut attendre en effet le Jurassique moyen pour voir le développement de véritables masses coralliennes : au Bathonien, et surtout au Jurassique supérieur, d'importants récifs se constituent dans le Bassin anglo-parisien (plus particulièrement dans le Jura) et gagnent l'Est de la Téthys, les côtes orientales d'Afrique jusqu'à 5° S et même le Japon.

Le Crétacé inférieur, probablement en raison de modifications climatiques, apparaît à nouveau assez pauvre en récifs coralliens, ceux-ci restant surtout cantonnés dans la Téthys. Durant le Barrémien-Aptien, toutefois, se développe le faciès urgonien qui connaît une assez large extension mondiale, mais il s'agit moins de véritables récifs que de bancs à Hexacoralliaires et autres organismes (Hydrozoaires, Bryozoaires, Rudistes, Huîtres, Nérinées). Il en est à peu près de même au Crétacé

---

(1) - Exception faite de quelques cas très particuliers, tel que celui décrit par Gubler et Louis (1956), étant entendu que le terme de lagon est pris ici dans son sens strict : étendue d'eau marine limitée par une bordure d'atoll ou de récif barrière émergeant et ne communiquant que partiellement avec la haute mer (les auteurs américains emploient plus communément le terme de lagoon pour désigner également de vastes domaines sédimentaires largement ouverts et communiquant abondamment avec la haute mer).

(2) - M. Collignon (1960) a signalé, dans le Jurassique moyen de Madagascar, l'existence de récifs coralliens circulaires ; mais de nouvelles observations seraient nécessaires pour que l'on puisse les assimiler à de véritables atolls.

moyen et supérieur où les "biohermes" coralliens sont rares et de dimensions réduites.

Durant tout le Paléocène et l'Eocène, les récifs à Hexacoralliaires restent extrêmement rares, peu développés et surtout cantonnés dans la Téthys. La fin de l'Eocène se trouve marquée par l'extinction, parmi les Hexacoralliaires, de nombreux groupes anciens (les familles restantes étant les mêmes qu'actuellement), tandis que les peuplements indo-pacifiques commencent à se différencier de ceux du domaine atlantique.

A l'Oligocène, un réchauffement partiel aurait permis l'implantation de quelques récifs, d'une part à l'Est (Indes, Japon, Océanie), d'autre part à l'Ouest(Amérique centrale, Mexique, Etats-Unis du SE), tandis que les régions européennes, devenues très pauvres en récifs proprement coralliens, semblent avoir cessé d'être le centre de dispersion et d'épanouissement des Hexacoralliaires.

Le Miocène, marqué par la fermeture définitive de la Méditerranée orientale, consomme la séparation des deux grandes provinces coralliennes actuelles, l'une indo-pacifique, l'autre atlantique. La première se développe et s'homogénise pour couvrir au Pléistocène les trois quarts de la surface du globe dans la zone intertropicale. La seconde ne tarde pas à se réduite aux Antilles par suite de l'influence des eaux Actiques dans l'Atlantique qui éliminent les coraux constructeurs de récifs des côtes européennes. Les récifs se sont développés depuis lors avec une expansion des formes poreuses, surtout sensible durant le Pléistocène (G. Ranson, 1950 ; W. H. Twenhofel, 1950 ; H. et G. Termier, 1952 et 1968 ; J. W. Wells, 1956).

Les coraux hermatypiques constructeurs de récifs actuellement répartis dans le monde exigent certaines conditions de milieu dont les principales sont sommairement les suivantes : Température, limites extrêmes 18° et 36° ; ils sont florissants entre 25° et 19°. Salinité, limites extrêmes 25 à 40 ‰, ils sont florissants à 34-37‰. Profondeur et luminosité, par suite de leur symbiose avec les Algues photosynthétiques, ils exigent une intense lumière et s'ils peuvent vivre jusqu'à 90 mètres de profondeur, les conditions les plus favorables à cet égard sont entre 0 et 20 mètres. Mode, les coraux tolèrent des milieux plus ou moins battus mais exigent un rapide renouvellement des eaux entraînant une bonne oxygénation du milieu. Apports terrigènes et turbidité, une trop grande abondance d'éléments terrigènes contratie le développement des Madréporaires, mais il est certain que la présence de ces éléments, dans certaines limites quantitatives, est bénéfique à l'ensemble des êtres vivants du complexe récifal qui y trouve un apport trophique important.

Actuellement, les coraux constructeurs des récifs sont répartis entre les parallèles 35° N et 32° S (limites extrêmes),mais ils ne sont bien développés que dans la zone intertropicale. Il convient d'indiquer leur absence sur les bordures occidentales des continents par suite des remontées d'eaux froides profondes. Il convient également de souligner la plus grande maturité des récifs Indo-Pacifique par rapport à ceux de l'Atlantique, particulièrement quant au nombre de Scléractiniaires (50 espèces dans les Caraïbes contre 700 dans l'Indo-Pacifique), quant à la pauvreté des Algues calcaires Rhodophycées dans les Caraïbes (T. F. Goreau, 1959 ; J. D. Milliman, 1969) et quant à la morphologie récifale (voir ci-dessus ; J. F. Storr, 1955). Dans la province Indo-Pacifique, il convient de remarquer qu'il existe des complexes récifaux plus développés et plus riches que d'autres : la Grande Barrière d'Australie, les récifs de Nouvelle Calédonie sont incomparablement plus riches que ceux de Polynésie et particulièrement ceux des Tuamotu (J. P. Chevalier et coll. , 1968, pour les ensembles récifaux ; B. Salvat, 1967, pour la faune malacologique). Les atolls, typiques édifices récifaux coralliens, sont au nombre de 407 dans le monde dont 294 dans le Pacifique (dont 136 en Polynésie). L'Océan Indien et l'Indonésie en comptent 86 et l'Atlantique 27 seulement.

Il est généralement admis, depuis T. W. Vaughan (1911), que les conditions physiques d'implantation des récifs coralliens au Paléozoïque n'ont pas été fondamentalement différentes de celles qui régissent leurs équivalents actuels ; mais il apparaît cependant bien difficile et délicat de préciser qu'elle a été l'échelle de leurs exigences bathymétriques, thermiques, hydrodynamiques et épeirogéniques (M. Lecompte, 1952, 1954 ; J. W. Wells, 1957).

Tout porte à penser en revanche qu'à partir du Mésozoïque et du fait de leur hermatypie, les exigences essentielles des Hexacoralliaires constructeurs vis-à-vis du milieu ont été très voisines de celles dont témoignent leurs descendants actuels (W. J. Arkell, 1936, p. 95-107 ; P. E. Cloud, 1952 ; J. W. Wells, 1956). Des différences devaient exister cependant, mais qui tenaient probablement surtout à la physiographie très particulière des mers jurassiques (absence de reliefs importants en phase atectonique, pauvreté des apports continentaux, rapidité de la subsidence et abondance des calcaires de précipitation).

L'identité des conditions de milieux a dû se préciser surtout à la fin de l'Eocène, alors que les familles et même les genres d'Hexacoralliaires se réfèrent de plus en plus aux types modernes et que la physiographie générale du globe tend à se rapprocher de son état actuel.

II - LES MOLLUSQUES DANS LES COMPLEXES RECIFAUX CORALLIENS

A - *Historique des recherches*

On ne trouve, dans la bibliographie paléontologique, que bien peu de renseignements précis sur les Mollusques des récifs coralliens fossiles, si ce n'est sous la forme de simples listes faunistiques qui ne fournissent pas les éléments de jugement souhaitables. Encore semble-t-il que l'on ait parfois fortement exagéré le caractère coralliophile de nombreux Mollusques qui, s'ils vivaient effectivement en compagnie de Madréporaires, paraissent cependant avoir occupé des milieux exempts de toute influence véritablement récifale. Il est vrai que, lorsqu'il s'agit de fossiles, et même dans les cas les plus favorables à l'interprétation, la reconnaissance des Mollusques récifaux proprement coralliophiles se révèle particulièrement difficile en raison des mélanges de faunes qui ont pu se produire à la faveur des stades complexes, parfois alternés, où sont intervenus l'implantation d'un bioherme, sa croissance, son démantèlement parfois pénécontemporain et son envahissement sédimentaire. Et ceci d'autant plus qu'il s'agit généralement de milieux où l'action de l'hydrodynamisme s'est fait particulièrement sentir. C'est ce qui apparaît dans la plupart des travaux spécialisés sur les faunes récifales fossiles (E. Bourgeat, 1886 ; W. J. Arkell, 1927, 1928 ; C. Dechaseaux, 1941 ; H. A. Lowenstam, 1957). Aussi, et même au risque de paraître trop restrictifs, aurons-nous pour souci majeur de ne retenir ici que les Mollusques ayant pu vivre, de manière à peu près certaine, dans les milieux directement soumis à l'influence des Madréporaires constructeurs.

Les observations sur l'écologie des Mollusques dans les complexes récifaux actuels sont évidemment plus nombreuses et plus précises que celles données par la paléontologie. Néanmoins, la littérature est moins riche qu'on aurait pu l'espérer. Les régions coralliennes tropicales découvertes et visitées au cours des XVII et XVIII siècles, lors des nombreux voyages exotiques, n'ont donné lieu alors qu'à des études purement systématiques dont la résultante était la publication de monographies, par famille ou genre, puis secondairement de listes faunistiques sans aucune précision écologique, tout au plus avec une localisation géographique (nom de l'île, de l'îlot). Tels sont les faunes et travaux publiés par C. Hedley (1899) sur Funafuti (Micronésie, Ellice), par E. A. Smith (1903) sur les Laccadives et les Maldives, ou même plus récemment par Ph. Dautzenberg (1929) sur Madagascar, par Dautzenberg et Bouge (1933) sur la Polynésie française, par E. Lamy (1938) sur la Mer Rouge et par T. Iredale (1939) sur la Grande Barrière australienne. Des recherches faunistiques bien antérieures à celles de Hedley, et réalisées dans toutes les régions du monde, avaient permis aux malacologistes de définir, dès 1856 (S. P. Woodward) des provinces marines biogéographiques (voir P. Fischer, 1880-1887). Cette première étape se trouve franchie lorsqu'à ces listes, toujours présentées par ordre systématique, les auteurs adjoignent une localisation de faciès (récif extérieur, lagon, platier ...). Tels sont, par exemple, les travaux de P.E. Cloud (1959) sur Saipan (Micronésie, Mariannes), de J. Demond (1957) sur les Gastropodes de Micronésie, de V. Orr Maes (1967) sur l'île Cocos Keeling (Océan Indien), travaux qui apportent déjà d'intéressantes précisions sur la répartition des Mollusques dans les récifs et qui sont accompagnés de considérations écologiques générales. Les premières observations réellement écologiques, envisageant les animaux dans les différentes zones et les divers faciès des complexes récifaux, datent du début du siècle avec les travaux de L. G. Seurat (1903, 1934) sur les Tuamotu, mais datent surtout de l'expédition sur la Grande Barrière australienne et du travail écologique que réalisèrent T. A. etA. Stephenson et leurs collaborateurs (1931). En dehors de quelques études particulières, biologiques ou écologiques, limitées à certaines espèces malacologiques, il faut attendre 1950 pour que des études écologiques d'ensemble soient publiées : R. Catala (1950) Nouvelle Calédonie - J. P. E. Morrison puis Doty et Morrison (1954) Raroia, Tuamotu-Baissac, Lubet et Michel (1962) Ile Maurice - J. D. Taylor (1968) Seychelles - Morton et Challis (1969) Solomon. Et, pour les atolls des Tuamotu : B. Salvat (1967, 1971 d), J. P. Chevalier et coll. (1968), Renaud Mornant, Salvat et Bossy (1971).

Dans les travaux précédents les Mollusques sont envisagés dans tous les faciès du complexe récifal, mais depuis quelques années de nombreux travaux ont été publiés, traitant, soit des Mollusques dans un faciès déterminé de l'édifice récifal, soit d'un faciès déterminé de cet édifice dans lequel les Mollusques sont représentés.

Parmi ces travaux nous citerons, dans le premier cas, l'étude des Mollusques des récifs extérieurs d'atoll ou d'île haute (B. Salvat, 1970 a et b, Richard et Salvat, 1971) et dans le second cas, les recherches sur les fonds sableux et sablo-vaseux coralliens en arrière des récifs barrières (Nouvelle Calédonie, B. Salvat, 1964 - Tuléar, Madagascar, B. Thomassi, 1969 a et c, O. Guerin Ancey, 1970) ou dans les lagons d'atoll (Tuamotu, Salvat et Renaud Mornant, 1969). Mentionnons enfin, qu'à notre connaissance les seuls travaux écologiques relatifs aux formations récifales dans l'Atlantique, et comportant des observations sur les Mollusques, sont ceux de T. A. et A. Stephenson (1950) et de G. L. et N. A. Voss (1955) en Floride, de J. F. Storr (1955) dans les Bahamas, et de G. Rodriguez (1959) au large du Vénézuela.

B - Paléoécologie et écologie des Mollusques des complexes récifaux coralliens

Notre étude paléoécologique et écologique des Mollusques est limitée aux édifices récifaux construits par les Scléractiniaires hermatypiques, mais l'examen de la classification et de la morphologie de ces formations nous a montré l'existence de faciès divers allant des madrépores vivants, aux coraux morts, à la dalle corallienne, aux sédiments biodétritiques. L'intérêt de notre étude, qui doit porter sur l'écologie des Mollusques dans ces différents faciès géologiques et actuels, sera de faire ressortir les familles, les genres ou les espèces vraiment caractéristiques de ces formations et de préciser la nature et l'importance de leur dépendance vis-à-vis des madrépores ou de l'édifice récifal. Dans les actuels atolls du Pacifique, isolés en plein océan des apports terrigènes, particulièrement pour ceux de Polynésie (exemple d'écosystèmes parfaits), la dépendance se situe à la fois au niveau du substrat, créé par les organismes constructeurs et sur lequel se fixent ou se déplacent les autres organismes d'importance secondaire, et au niveau de la chaîne trophique. Nous avons vu à cet égard l'importance des tissus végétaux (algues Rhodophycées calcaires, Zooxanthelles dans les tissus des coraux, Chlorophycées dans leur squelette) dans l'édifice récifal et l'importance que nous attachons au mucus et agrégats organiques dans le complexe récifal.

Les Mollusques des complexes récifaux coralliens sont plus ou moins étroitement liés aux Madrépores. Commensalisme et parasitisme sont les liaisons les plus étroites qui peuvent exister entre deux organismes, aussi les examinerons-nous en premier lieu. Nous considérerons ensuite les Mollusques des différentes zones du complexe récifal en les regroupant selon trois rubriques : substrat récifal dur, substrat récifal meuble, et eaux périrécifales

Les récifs paléozoïques à Tabulés et Tetracoralliaires semblent n'avoir comporté presqu'aucune faune malacologique d'accompagnement (pas même de bivalves perforants). Seules quelques grosses espèces occupaient, notamment dans le Silurien nord-américain (J. Wells, 1952 ; H. A. Lowenstam, 1957), des milieux à "tendance périrécifale" dont les conditions sont encore mal définies: il s'agit principalement des genres Coelocyclus, Trematodus (Bellerophontidae) et Platyosc oma (Platyceratidae) parmi les Gastropodes, et des genres Amphicoelia, Mytilarca (Ambonychiidae), Megalodon et Megalomoides (Megalodontidae) parmi les bivalves (le cas des Nautiloidea sera considéré plus loin) (1).

---

(1) - Quelques Gastropodes ont été par ailleurs cités, notamment par Playford et Lowry (1966), dans les sédiments environnant le complexe récifal dévonien du bassin de Canning (Australie) ; mais il s'agit là d'un récif essentiellement constitué par des Algues calcaires et des Stromatoporoidea, et comportant très peu de Madréporaires.

Les mers du Trias et du Lias, fort peu propices aux récifs, n'ont apparemment pas comporté de milieux favorables à l'adaptation corallienne des Mollusques ; la forte épaisseur du test dont sont alors marqués certains genres de Bivalves, tels que Gervilleioperna, Opisoma, Megalodon, rencontrés ou non dans des bancs à Polypiers, ne doit pas être considérée d'emblée comme un caractère récifal ou même corallophile (1).

C'est, semble-t-il, seulement à partir du Jurassique moyen et supérieur que commence, et d'une manière encore bien incertaine à ses débuts, l'adaptation de quelques Mollusques aux milieux récifaux coralliens, tandis que le Crétacé n'apporte dans ce domaine que très peu d'éléments nouveaux (abstraction faite du cas très particulier des Rudistes). Rappelons cependant que c'est surtout au Crétacé que se diversifient, parmi les grands groupes des Hétérodontes, les Lucinoïdes d'une part (avec deux dents cardinales : Cardiidae, Lucinidae, Tellinidae, Donacidae...) et les Cyrénoïdes d'autre part (avec trois dents cardinales : Veneridae). Rappelons également que, si les Prosobranches Archaeogastropodes (essentiellement herbivores) abondent au Jurassique, les Néogastropodes Siphonostomes (essentiellement carnivores) se développent surtout au Crétacé et ne sont tous bien représentés qu'au Tertiaire (les quelques représentants jurassiques de ces Siphonostomes n'étant pas des carnivores).

Il faut s'attendre à n'observer avant le Tertiaire aucune analogie bien précise avec les peuplements malacologiques des récifs coralliens actuels. Or, nos connaissances sur les récifs tertiaires et quaternaires, et sur leurs faunes d'accompagnement, sont elles-mêmes encore extrêmement limitées, soit que leur étude n'ait pas été menée d'un point de vue paléoécologique, soit qu'ils n'aient pu être reconnus que par sondages sous les formations récifales actuelles. Il est un fait que les résultats de sondages ne peuvent apporter à ce point de vue que des données très fragmentaires, et si les auteurs arrivent à reconnaître si l'association faunistique et floristique est celle d'un lagon ou d'un récif extérieur, il n'est cependant guère possible de pousser plus avant l'étude de la répartition des Mollusques dans ces formations dont on ignore par ailleurs quelle pouvait être leur morphologie exacte au cours des temps passés. En outre, toute tentative de corrélation écologique entre les genres ou les espèces fossiles et leurs équivalents actuels s'avère extrêmement délicate dès que l'on pénètre dans le Tertiaire ancien : c'est ainsi qu'un récent travail sur les Mollusques éocènes des Iles Tonga (H. S. Ladd, 1970) ne fait état que d'un petit nombre d'espèces malacologiques maintenant disparues pouvant être attribuées à des peuplements de récifs coralliens ou de lagons, parmi d'autres espèces dont on peut simplement estimer qu'elles ont vécu en dehors des influences récifales proprement dites.

Voici donc posé le problème de l'adaptation des Mollusques aux milieux récifaux coralliens dont nous allons, dans ce sens, passer en revue les différents aspects.

1° - MOLLUSQUES COMMENSAUX ET PARASITES DES MADREPORAIRES HERMATYPIQUES.

Le commensalisme, défini comme association à bénéfice réciproque (2), n'a été que très récemment découvert entre Mollusques et Madréporaires ; deux travaux de T. F. Goreau et coll. (1969, 1970) décrivent un nouveau genre et une nouvelle espèce de Mytilidae, *Fungicava eilatensis*, vivant dans *Fungia scutaria* en Mer Rouge. Le Mollusque se loge dans une cavité creusée par l'action

---

(1) - D'autres Mollusques à forte coquille ont pu être également -et un peu hâtivement- considérés comme indicateurs de milieux récifaux. C'est notamment le cas, au Jurassique, pour les gros Bivalves appartenant aux genres Trichites, Ctenostreon, Pachyrisma et Pterocardia, au Crétacé pour les Actaeonella, au Miocène pour quelques Macrochlamis et Crassostrea.

(2) - Dans le texte qui suit les termes de commensalisme et de parasitisme sont utilisés dans leur sens habituel. Néanmoins, pour éviter les confusions, nous en précisons le sens et rejetons la terminologie donnée récemment par T. C. Cheng (1967) ainsi que le terme de symbiose employé par R. Robertson (1970) pour ce que nous considérons comme parasitisme.

chimique de son manteau, ce dernier enveloppant la délicate coquille d'une dizaine de millimètres. Ses longs siphons s'ouvrent dans le coelenteron du Fungia. Filtrant typique, le Fungicava se nourrit, d'une part, de plancton comme le madrépore et, d'autre part, de Zooxanthelles libérées par le madrépore et qu'il prélève dans le coelenteron. Les produits éliminés par le Lamellibranche (CO_2, NH_3, sels) sont utilisés par les Zooxanthelles pour la photosynthèse.

FAMILLE	GENRE	HÔTE	LOCALISATION GÉOGRAPHIQUE ACTUELLE	(NOTES)	ANCIENNETÉ DU GENRE
OVULIDÆ	*Jenneria* (1 sp.)	Porites	Panama		Eocène
EPITONIIDÆ	*Epitonium* (3 sp.)	sous les Fungia	Philippines, Hawaï	-1-	?
ARCHITECTONICIDÆ	*Philippia* (1 sp.)	Porites	Indo-Pacifique		Pliocène
Nudibranchiata	*Phestillia* (Aeolidien)	Porites	Pacifique		
	Phyllidia (Doridien)	Acropora	Madagascar	-2-	
MURICIDÆ	*Drupa (Drupella)*	divers	Indo-Pacifique	-3-	Pliocène
CORALLIOPHILIDÆ	*Coralliophilia* (4 sp.)	divers	tropiques	-4-	Miocène
	Quoyula (1 ou 2 sp.)	surtout Pocilloporidæ	Indo-Pacifique	-4-	
	Magilopsis (1 sp.)	divers	Indo-Pacifique	-5-6-7-	
	Leptoconchus (2 sp.)	divers	Indo-Pacifique	-5-6-7-	?
	Magilus (1 sp.)	divers	Indo-Pacifique	-5-6-7-	Eocène

Tableau 1 - Gastropodes parasites actuellement connus des Madréporaires hermatypiques.

Notes : 1, les Epitonium n'ont jamais été observés s'alimentant, mais leur présence dans les coraux, et aussi l'existence de Zooxanthelles et de nématocystes dans leur conduit digestif, ne laissent aucun doute sur la nature de leur alimentation ; 2, les observations publiées par N. Vicente (1966) demanderaient à être complétées ; 3, ces espèces n'ont pas un régime alimentaire strict, car elles se nourrissent également de Mollusques ; 4, le pied de ces Gastropodes laisse des traces caractéristiques sur les colonies coralliennes ; 5, ces espèces, à coquille ovoïde, creusent mécaniquement leur loge dans le corail vivant (Gohar et Soliman, 1963 b) ; 6, espèces sessiles dont la coquille, déroulée, se loge à l'intérieur des Madréporaires ; 7, l'alimentation de ces espèces, à partir des polypes de Madréporaires, se trouve controversée (voir R. Robertson, 1970).

Le Parasitisme (organisme vivant aux dépens de son hôte sans entraîner la mort de ce dernier) est plus fréquent entre les Mollusques et les Madrépores mais il est limité à quelques familles. Le tableau ci-dessus expose les cas actuellement connus de parasitisme qui ont été fort bien étudiés et recensés par R. Robertson (1970) ; ces espèces se nourrissent des tissus vivants des Sclératiniaires. Dans le tableau se trouve également indiqué l'étage géologique auquel remonte le genre malacologique en question.

Par suite de leur régime alimentaire particulier, les radules et les mâchoires de ces espèces sont souvent modifiées ; elles disparaissent totalement chez les Philippia et les Coralliophilidae. Par ailleurs il a été avancé que les larves de Coraliiophila n'étaient pas ingérées par les polypes des coraux sur lesquels elles se fixaient.

Nous adjoindrons à ces Gastropodes carnassiers se nourrissant des tissus vivants des coraux, quelques Bivalves (qui se nourrissent en filtrant l'eau de mer) se rencontrant dans le squelette de coraux vivants. Selon Gohar et Soliman (1963 a) trois représentants du genre Lithophaga perforent mécaniquement des madrépores vivants (en particulier Montipora) bien qu'une composante chimique ne soit pas exclue. Signalons également Pedum spondyloideum, récemment étudiée par C. M. Yonge (1967). C'est un Pectinidae allongé dorso-ventralement qui ne se rencontre que dans les coraux vivants et dont la larve se fixe dans le coenosarc du corail (Porites) puis recherche après métamorphose une cavité ou une dépression pour se fixer définitivement par un byssus ; la dépression se réduit ensuite par la croissance du corail influencé par la présence du Mollusque. Il convient également de mentionner ici l'existence de Vermetus, notamment Vermetus maximus, fréquemment mais facultativement rencontré sur les colonies coralliennes vivantes du genre Millepora ; cette association est toujours enrobée d'un abondant mucus tenant à l'activité du madrépore comme au régime alimentaire très particulier du Vermetus qui émet des filaments muqueux qu'il retracte ensuite lorsqu'ils sont couverts de particules organiques.

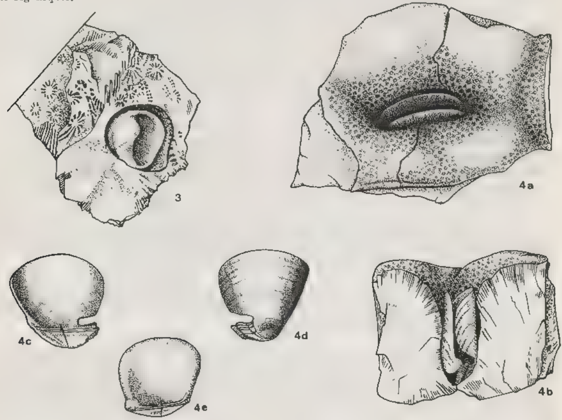


Fig. 3 - Le Gastropode parasite Magilus cuvieri en position dans sa loge à l'intérieur d'une colonie de Madréporaire (celle-ci a été brisée pour permettre une bonne vision du parasite). X 1.
Fig. 4 - Le Bivalve parasite Pedum spondyloideum. a, vue superficielle du parasite en position de vie dans sa cavité ménagée par la croissance d'une colonie de Madréporaire ; b, le même en vue latérale après cassure de la colonie de Madréporaire ; c et d, vues interne et externe de la valve gauche du parasite ; e, le même vu par la face interne de la valve droite. X 1.

2° - MOLLUSQUES DU RECIF PROPREMENT DIT

Dès le Jurassique moyen et supérieur on peut noter quelques Mollusques ayant étroitement cohabité avec les Madréporaires constructeurs (autant qu'on peut en juger dans la mesure où on les rencontre, plus ou moins fréquemment, dans la masse même des biohermes coralliens). Il s'agit

principalement de bivalves appartenant aux familles suivantes (E. Bourgeat, 1886, 1887 ; J. Lambert, 1884 ; W. J. Arkell, 1927, 1928 ; L. Dangeard, 1950 ; J. Lafuste, 1955, 1957 ; R. Enay, 1965): Pectinidae, tel que Chlamys nattheimensis (de Loriol) dans les récifs oxfordiens d'Angleterre ; Limidae, dont Plagiostoma subcardiiformis (Greppin) dans le Bathonien de l'Aisne et P. zonata (Arkell) dans l'Oxfordien d'Angleterre. Ostreidae, tels que Catinula clytia (d'Orbigny), Nanogyra nana (J. Sowerby), Lopha gregarea (J. Sowerby) et L. Solitaria (J. Sowerby) dont on trouve des spécimens adhérant dans les cavités ou anfractuosités de quelques récifs (Oxfordien de l'Yonne et d'Angleterre, Kimméridgien de Charente Maritime). Diceratidae (genres Diceras, Plesiodiceras, Epidiceras) contenus dans des "poches", tel qu'il en a été signalé dans les récifs oxfordiens de l'Yonne et de l'Orne et dans les récifs kimméridgiens de l'Ain. W. J. Arkell (1927, 1928) a en outre signalé un Gastropode, Metriomphalus muricatulus (Young et Bird) (= Turbo muricatus J. Sowerby), étroitement associé aux Madréporaires dans les récifs oxfordiens d'Angleterre.

Toutefois, aucun de ces Mollusques n'a été exclusivement adapté à la vie corallienne récifale, car ils peuvent tous être également présents -ou même beaucoup plus abondants- dans les divers milieux calcaires infra-, péri-ou post-récifaux, qu'ils soient ou non parsemés de Madréporaires isolés, et même aussi pour certains, dans des milieux parfaitement exempts d'influences récifales (tels que les marnes calloviennes et oxfordiennes de Villiers-sur-Mer dans le Calvados, ou les dépôts oxfordiens de Neuvisy dans les Ardennes).

Les Mollusques fossiles de très loin les plus fréquents sur le paléosubstrat dur récifal mort sont des Bivalves perforants (Lithophaga dès le Jurassique moyen, Gastrochaena et Hiatella à partir du Jurassique supérieur), ceux-ci ne semblent pas s'être attaqués aux Madréporaires vivants ainsi qu'on peut en juger, à l'état fossile, par l'absence générale de toute trace de réaction dans les tissus squelettiques atteints (1).

On trouve également sur ce type de paléosubstrat des Bivalves adhérants, dont un bon exemple est fourni par l'installation d'Ostreidae (Catinula clytia, Nanogyra nana et Lopha solitaria) sur la surface terminale des biohermes kimméridgiens de Charente Maritime (J. Lafuste, 1955).

Mais ce sont là des Mollusques qui, depuis leur apparition, ont habituellement peuplé les divers substrats durs ou anfractueux calcaires de mers chaudes et peu profondes, dont on connaît de multiples exemples en dehors des zones d'influence récifale.

D'autres Mollusques, tels que des Bivalves byssifères (Parallelodontidae, Mytilidae...) des Gastropodes à forte adhérence pédieuse (Acmaeidae, Neritidae ...) ou des espèces anfractueuses, se sont peut-être installés sporadiquement sur les éboulis ou les platiers coralliens morts du Mésozoïque ; bien qu'on n'en connaisse aucun exemple probant, il ne faut cependant pas exclure que leurs restes aient pu, en quelques occasions, constituer une partie du stock que l'on trouve brassé dans les gravelles de l'ennoyage périrécifal.

Si les récifs coralliens fossiles, tant cénozoïques que mésozoïques ou paléozoïques, généralement dépourvus de crête algale et à pente externe imprécise, ne se prêtent à aucune distinction bien nette entre les différentes parties de l'édifice construit proprement dit, on sait qu'il n'en est pas de même dans la nature actuelle où les formations de substrat dur de l'édifice récifal présentent plusieurs zones (voir plus haut). Ce sont les peuplements malacologiques de chacune de ces zones que nous allons examiner maintenant.

---

(1) - Un cas de réaction vitale, provoquée par un Gastrochaena, a été cependant signalé dans le Pliocène du Maroc, par J. Roger (1944) ; mais le Madréporaire perforé est une espèce solitaire du genre ahermatypique Flabellum.

a) Pente externe

Très peu de recherches ont été réalisées sur les pentes externes des récifs, d'accès toujours difficile et dangereux ; c'est assurément la partie récifale qui exige à l'heure actuelle les prospections les plus urgentes. Aux résultats des recherches de J. F. Storr (1955), aux Bahamas, de M. Pichon (1964) à Tuléar, et de J. D. Taylor (1968) aux Seychelles, nous adjoindrons nos observations personnelles sur les pentes externes des atolls polynésiens. Dans cette zone les coraux sont généralement représentés par de grandes colonies tabulaires, de sorte que le genre Coralliophila peut y être rencontré de même que les Bivalves endolithes (Lithophaga, Gastrochaena) ou épilithes (Barbatia, Isognomon, Ostrea, Pteria, Pinctada, Tridacna). J. D. Taylor (1968) note que les trois quart des bivalves récoltés sont des suspension feeders (fig. 6) et que ceux-ci sont également dominant en nombre d' individus, ce qui caractérise bien un milieu où les courants sont relativement importants et la sédimentation en particules organiques très faible. Les Gastropodes trouvés dans cette zone, par plus de 10 mètres de profondeur, sont des Strombidae (Lambis, Strombus), des Cypraeidae, parfois des Trochidae, espèces herbivores, ainsi que le grand Charonia tritonis et des Muriidae, Nassariidae, espèces carnassières ou détritivores qui sont plus nombreuses que les végétariennes. Dans les dépressions sableuses on peut trouver des Cardiidae, des Veneridae (Lioconcha, Dosinia) ainsi que des Psammobiidae (Psammocola, Gari).

b) Zone de déferlement, crête algale

Les zones les plus battues des formations récifales, où déferlent avec violence les vagues de l'océan, ont été beaucoup plus prospectées. D'une manière générale, ces zones sont dominées par les algues calcaires Rhodophycées, sauf dans les Caraïbes où ces dernières sont très peu développées et ne forment pas de crête algale comme dans l'Indo-Pacifique. C'est d'ailleurs la raison pour laquelle rien ne se rapporte à une telle zone, du moins comparativement à l'Indo-Pacifique, dans les travaux publiés sur la Floride, les Bahamas ou le Vénézuela. Cette crête algale est également absente sur les récifs abrités où l'on passe immédiatement ou presque de la précédente zone à la prochaine. C'est vraisemblablement cette zone de déferlement qui possède la faune malacologique la plus caractéristique, composée d'espèces ne se retrouvant que rarement dans d'autres faciès du récif. Toutes les études écologiques ne font pas ressortir l'originalité de cette zone par rapport à la suivante et, afin d' éviter toute erreur, nous avons limité nos références à ce sujet aux travaux où elle est spécialement considérée : A. H. Banner (1952), Gilbert - J. P. E. Morrison (1954), Raroia - M. Pichon (1964), Tuléar - B. Salvat (1967, 1970 a et b) dont les prospections quantitatives par radiales permettent de déterminer les espèces caractéristiques et exclusives des récifs des Tuamotu - J. D. Taylor (1968), Seychelles - Morton et Challis (1969), Solomon -. Dans ce faciès, dominé par des conditions turbulentes et un substrat algal,, les Mollusques ne peuvent être que des Gastropodes et, en majorité (nombre d'individus), des herbivores dont des Archaeogastropodes. Les trois familles caractéristiques, aux espèces souvent exclusives de cette zone sont les Turbinidae, les Trochidae et les Patellidae. Nous citerons à titre d'exemple Turbo setosus -Pl. I, 2- avec Hipponyx très fréquemment en épibionte) et Patella stellaeformis. Ces espèces, auxquelles on peut adjoindre des Chitons et des Haliotidae, toutes végétariennes, se nourrissent en râpant le substrat avec leur radula et elles adhèrent fortement au substrat par de larges soles pédieuses ce qui leur évite d'être emportées par les vagues déferlantes. Avec un mode légèrement moins exposé, ou dans l'arrière crête, on rencontre de nombreux Muricidae (Drupa), Cypraeidae, Conidae, Thaidae dont nous pensons qu'ils sont plus caractéristiques, à l'exception de quelques espèces (Drupa ricinus) de la zone suivante (B. SALVAT, 1969). J. D. Taylor (1969) indique sur l'algal ridge des Iles Solomon (fig. 6), pour les Gastropodes, une prédominance des prédateurs (38 %) sur les herbivores (18 %) mais d'une part il s'agit de dominance quant au nombre d'espèces et non quant aux densités de peuplement et, d'autre part, nous considérons que plusieurs de ces espèces sont plus fréquentes dans la zone que nous examinerons ensuite. Quelques bivalves, fixés au substrat ou solidement attachés par un byssus, peuvent être récoltés dans cette zone mais, d'une part ils sont rares, d'autre part ils se retrouvent dans d'autres zones (genres Tridacna, Cardita, Arca, Pycnodonta).

c) Le platier vivant

Cette zone toujours accessible à marée basse, par conditions météorologiques normales, est la mieux connue ; mais la diversité des microhabitats en rend la compréhension écologique difficile. Les dominances algues-coraux sont variables, les colonies coralliennes mortent alternant avec les

vivantes, des herbiers peuvent s'installer (Sargassum, Turbinaria : J. D. Taylor, 1968), le relief du substrat est souvent très accidenté, à l'échelle de la faune benthique et vagile du récif, avec anfractuosités, crevasses et galeries. Les principaux travaux auxquels nous pouvons nous référer sont ceux de T. A. Stephenson et coll. (1931), Great Barrier Reef - T. A. et A. Stephenson (1950) et J. F. Storr (1955), Floride - M. Kalk (1958), Incaha - J. P. E. Morrison (1954), Raroia - J. de Baissac et coll. (1962), Maurice - J. D. Taylor (1968), Seychelles - Morton et Challis (1969), Solomon.

La diversité faunistique est très grande dans cette formation récifale et les grands traits écologiques de la distribution malacologique peuvent être exprimés de la façon suivante : abondance de Bivalves sessiles (valve fixée au substrat ou byssus) et de Gastropodes carnivores, c'est-à-dire essentiellement de Néogastropodes, très grande rareté de Bivalves vagiles et grande rareté des Archaeogastropodes et, à un moindre degré, des Mésogastropodes.

Cette distribution des Bivalves s'explique par l'absence de sédiments, ce qui élimine les espèces endogées. Les familles les mieux représentées sont les suivantes, par ordre d'importance : Chamidae -Pl. 1, 6-, Ostreidae, Spondylidae, Pteridae (Pinctada -Pl. 1, 5-), Isognomonidae, Arcidae -Pl. 1, 4-, Mytilidae et, dans le domaine Indo-Pacifique seulement, Tridacnidae -Pl. 1, 8- (Tridacna, Hippopus). La prédominance des coraux sur les Algues calcaires, comparativement à la crête algale où la situation est inverse, élimine une bonne partie des Prosobranches végétariens qui colonisaient surtout cette dernière zone. Les Néogastropodes trouvent leur nourriture dans la petite macrofaune vivant dans les anfractuosités du récif, surtout les Annélides. Parmi ces Gastropodes nous signalerons des herbivores comme les Cypraeidae et des carnivores comme les Conidae, Muricidae (Drupa), Bursidae, Mitridae (Strigatella), Vermetidae (Dendropoma), Fasciolariidae (Fasciolaria, Latirus, Peristernia), Buccinidae (Cantharus, Engina).

L'éthologie et le régime alimentaire permettent en fin de compte de déterminer les espèces, ou les familles malacologiques caractéristiques de cette zone corallienne vivante peu profonde du récif, mais est-ce à dire qu'il s'agit d'espèces exclusives et, qu'en l'occurrence, la présence de madrépores vivants leur soit indispensable ? L'examen du substrat suivant va nous permettre de répondre en partie à cette question.

d) Le platier mort

Il s'agit d'un faciès de dalle corallienne, démunie totalement ou presque de formations algales et madréporiques macrobenthiques vivantes, ou d'accumulation de gros blocs détritiques coralliens. De tels substrats s'observent parfois en arrière des récifs barrière, mais sont extrêmement fréquents dans les atolls du Pacifique où ils constituent le platier, submergé par quelques décimètres d'eau dans sa partie externe et soumis à l'alternance émersion-immersion des marées dans sa partie interne (upper et mid eulittoral zone, ou mesolittoral). Nous examinerons successivement ces deux zones que nous désignerons, pour simplifier, le platier mort et la zone supérieure.

Les atolls des Tuamotu offrent, comme indiqué précédemment, un excellent exemple de ce type de substrat : sorte de dalle corallienne, érodée ou en voie d'érosion, sans macrobenthontes sessiles (à l'exception de Vermetus maximus Pl. 1, 3- et de quelques Chama et Tridacna -Pl. 1, 7-), les seuls accidents du relief étant des blocs, témoins d'un ancien niveau marin, ou rejetés de la pente externe sur le platier par les très fortes vagues. La faune est cependant plus riche qu'on ne pourrait le croire. A l'exception des genres de Bivalves cités précédemment, auxquels on peut adjoindre des Isognomoniidae (Perna), la faune comprend en majorité des Gastropodes carnivores comme dans la zone précédente -Pl. 1, 1- (Muricidae, Purpuridae, Conidae, Mitridae, Buccinidae, Thaisidae) mais aussi quelques herbivores (Cypraeidae). La figure ci-dessous (B. Salvat, 1970 a), qui montre la distribution de Mollusques sur le récif extérieur d'un atoll des Tuamotu, précise la répartition de chaque espèce, limitée ou non à une zone, parmi les principales et les plus caractéristiques. L'intérêt des prospections dans cette zone et dans ce type de substrat, le platier mort pour notre exposé, est de constater que toutes ces espèces vivent dans un milieu récifal dépourvu de macrobenthontes madréporiques ou algaux. C'est donc que cette faune, si elle est liée au complexe récifal, n'est cependant pas directement liée aux madréporaires. Ces animaux, prédateurs pour la plupart, se nourrissent à partir de la

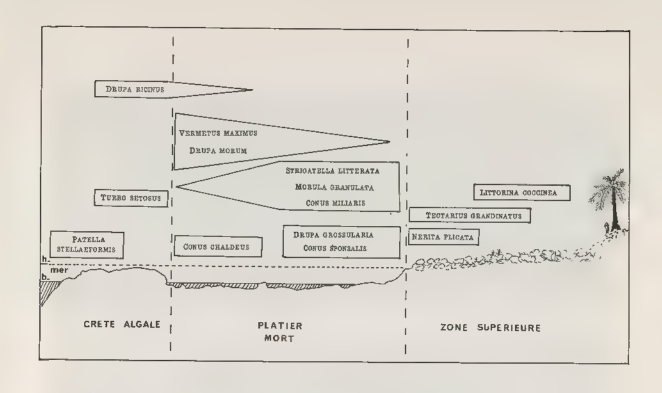


Fig. 5 - Distribution simplifiée des principales espèces malacologiques sur les récifs d'îlots de mode battu à semi-abrité (in B. Salvat, 1970 a).

très riche faune d'Annélides, de Crustacés, de Mollusques, qui vivent dans un feutrage d'algues de quelques millimètres d'épaisseur adhérant très fortement à la dalle corallienne comme un tapis. Ce feutrage est un peu plus abondant dans les légères dépressions du substrat. L'examen des contenus stomacaux prouve ces relations alimentaires qui ont fort bien été étudiées par A. Kohn (1966, 1968) par exemple, pour les Conidae.

Parmi les Mollusques des complexes récifaux, les résultats écologiques auxquels aboutit A. Kohn (1968) pour les Conidae méritent d'être rapportés ici. Les recherches effectuées dans les Maldives et les Chagos indiquent pour les Conus de grandes densités de peuplement mais une faible diversité spécifique pour le platier mort, et de faibles densités de peuplement mais une grande diversité spécifique pour le platier vivant. Une des explications proposées est la diversité des microhabitats permettant à un plus grand nombre d'espèces de trouver les niches écologiques leur convenant dans le platier vivant par rapport au platier mort.

Doivent être également cités ici les Mollusques correspondant à une éthologie très particulière : les endolithes bivalves perforants qui contribuent grandement à la fragmentation et à la destruction des colonies madréporiques mortes (G. W. Otter, 1937). Les familles malacologiques impliquées dans ces processus de dégradation sont les Mytilidae (Lithophaga) et les Gastrochaenidae (Gastrochaena, Rocellaria). A l'exception des trois espèces du genre Lithophaga précédemment signalées et creusant à l'intérieur des coraux vivants, les autres représentants de ce genre dont il est question ici ne vivent que dans des coraux morts, le plus connu étant Lithophaga teres (on remarquera l'impossibilité de généraliser à un genre des aspects éthologiques aussi importants). Bien qu'ils ne puissent être considérés comme des perforants, d'autres Mollusques contribuent également à l'érosion du substrat calcaire : en premier lieu les espèces végétariennes qui rapent le substrat pour se nourrir (P. H. Fischer, 1956) et en second lieu les espèces sessiles se façonnant une loge dans la dalle corallienne ou entre les coraux, tels que Tridacnidae et Arcidae).

e) Zone supérieure

Correspondant à l'étage supralittoral, au-dessus du niveau de haute mer moyenne, la zone supérieure reçoit les embruns et n'est immergée qu'au cours de marées hautes de vives eaux (littoral fringe de T. A. et A. Stephenson et coll., 1931, de J. D. Taylor, 1968, zone supérieure de B. Salvat 1970 a et b et 1971). Cette zone supérieure est également constituée de coraux morts subfossiles ou de remparts détritiques très grossiers mis en place par les houles très fortes et les raz de marées. Elle est caractérisée, en mode battu à semi-abrité, par deux familles d'Archaeogastropodes : Littorinidae et Neritidae (avec pour espèces essentielles Littornia coccinae, Tectarius grandinatus et Nerita plicata dans l'Indo-Pacifique, auxquelles leur correspond L. ziczac, T. tuberculatus et N. versicolor dans l'Atlantique. Ces Mollusques sont herbivores ou plus exactement arénivores-herbivores, car ils ingèrent pour la plupart les algues endolithes du substrat (surtout Cyanophycées) en rapant celui-ci. Quelques autres Gastropodes doivent être également signalés à la partie inférieure de cette zone comprenant, d'une part, des espèces du platier vivant ou mort et gagnant vers les hauts niveaux, d'autre part quelques espèces qui se nourrissent de Mollusques caractéristiques de ce niveau (Thais sur Nerita par exemple).

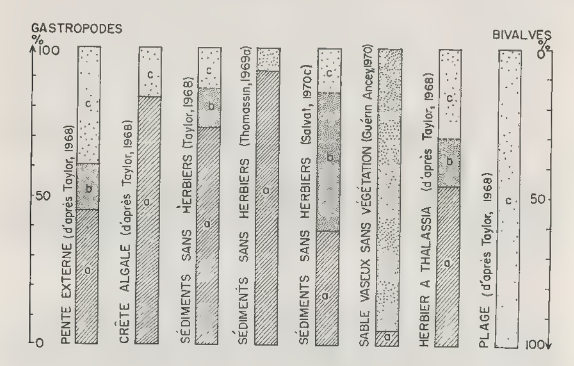


Fig. 6 - Importance relative, en nombre d'espèces, des Gastropodes (a) et des Bivalves (b, deposit feeders ; c, suspension feeders) dans différents biotopes récifaux et périrécifaux actuels.

Cette faune n'est pas caractéristique des complexes récifaux car elle se retrouve dans toute zone intertidale de même mode, en milieu intertropical, qu'il y ait ou non des récifs coralliens.

3° - MOLLUSQUES DES SUBSTRATS MEUBLES BIOGENES

Les sédiments d'origine organique en milieu récifal, constitués de particules de Madrépores, d'Algues calcaires, de Foraminifères et de Mollusques principalement, présentent également une grande diversité de faciès. Les influences continentales se font sentir dans ces sédiments par la présence d'éléments de dégradation des roches volcaniques. Immédiatement en arrière du récif barrière le sable est exclusivement biogène , la proportion d'éléments terrigènes croît en s'éloignant du récif et en se rapprochant des rivages de l'île. Cette modification sédimentologique est parallèle 1°) à une diminution du diamètre moyen des sédiments, allant des sables grossiers à des sables très fins,

2°) à une augmentation de la richesse en matières organiques allant des sables purs à des vases (B. Salvat, 1964, Nouvelle Calédonie), 3°) à l'apparition d'herbiers ou d'algueraies. La couleur du sédiment témoigne de l'importance respective des apports continentaux et récifaux. Dans la zone intertidale meuble nous sommes à la limite extrême de la notion de périrécifal ; on peut observer des plages blanches aux éléments biogènes, estran généralement de mode battu à semi-abrité, ou des plages grises ou noires, désagrégation de roches volcaniques, estran à mode semi-abrité à très calme dont le terme le plus abrité, lié à des conditions estuariennes et à une faible salinité est la mangrove.

Les substrats meubles présentent donc une série de faciès dont on peut toujouts déterminer des "types" mais dont il existe en fin de compte tous les intermédiaires.

Au Mésozoïque, alors que les récifs se sont situés dans une sédimentation typiquement carbonatée, on observe cependant, à l'intérieur même des masses construites, un certain pourcentage d'apports terrigènes dont la valeur peut atteindre exceptionnellement 12 % (J. Lafuste, 1960, p. 366), mais reste généralement inférieure à 0,5 %.

Nous exposerons d'abord les caractéristiques des peuplements malacologiques des sédiments non fixés par la végétation, puis ceux des sédiments couverts par des herbiers ou des algueraies. Enfin, très succinctement, quelques indications seront données au sujet des plages (zones de balancement des marées) à sédiments biogènes, et des mangroves. Les travaux essentiels sur ces biotopes sont ceux de J. P. E. Morrison (1954), G. Rodriguez (1959), J. F. Storr (1955), J. de B. Baissac et coll. (1962), Macnae et Kalk (1962 a et b), B. Salvat (1964, 1967, 1971 a et c), Salvat et Renaud Mornant (1969), J. D. Taylor (1968), B. Thomassin (1969 a et c), Morton et Challis (1969), O. Guerin-Ancey (1970) et Renaud Mornant, Salvat et Bossy (1971).

a) Les sédiments non fixés par la végétation

Les quelques fouisseurs légers ou profonds qui, durant le Mésozoïque, ont peuplé les vases calcaires périrécifales sont ceux-là mêmes que l'on retrouve dans les divers substrats fins meubles, qu'ils soient ou non situés dans l'environnement des récifs. Il s'agit principalement de Bivalves appartenant aux Pholadomyidae (Pholadomya, Homomya), Ceratomyidae (Ceratomya), Pleuromyidae (Pleuromya), Thraciidae (Thracia), Cardiidae (Protocardia) ; occasionnellement se sont implantées des populations de Pinnidae (Trichites) et de Malleidae (Eligmus) comme c'est notamment le cas dans le Bathonien périrécifal de l'Indre (J. C. Fischer, 1964).

Dans les dépôts graveleux calcaires inter- ou péri-récifaux mésozoïques, à classement généralement très médiocre et révélateurs d'un mode hydrodynamique assez agité, peut se situer une grande variété de peuplements dont l'étude détaillée n'a pas encore été abordée. Ces faciès, désignés à tort par les anciens auteurs sous le vocable "oolithique", reflètent en réalité divers types de paléosubstrats plus ou moins cohérents, soit anfractueux partiellement consolidés, soit graveleux grossiers, soit graveleux fins à arénacés, dont les divers éléments du peuplement ont subi un brassage clastique plus ou moins intense et prolongé. De bons exemples en sont notamment connus dans le Bathonien de l'Indre (J. C. Fischer, 1964) ou des Ardennes (J. C. Fischer, 1969) dans l'Oxfordien de l'Yonne (J. Lambert, 1884), des Ardennes (A. Bonte, 1941, p. 194-220) et d'Angleterre (W. J. Arkell, 1927), dans le Kimméridgien du Jura et de l'Ain (P. de Loriol, 1886-1888) : on y observe un mélange de Mollusques assez robustes comprenant des Bivalves fixés (adhérents ou byssifères), des fouisseurs légers et de nombreuses formes vagiles (Gastropodes à forte adhérence pédieuse, espèces gravellicoles ou sabulicoles, espèces sauteuses ou nageuses).

Il n'est pas possible, dans le cadre de cette courte communication, de donner les listes d'espèces particulières aux différents gisements, et nous nous limiterons donc à indiquer seulement quels sont les genres les plus fréquemment rencontrés. Les Bivalves sont principalement représentés par des Parallelodontidae (Parallelodon), Cucullaeidae (Cucullaea), Mytilidae (Mytilus, Modiolus), Pinnidae (Trichites), Pteriidae (Pteroperna), Bakevelliidae (Bakevellia, Costigervillia, Gervillella), Isognomonidae (Isognomon), Malleidae (Eligmus), Pectinidae (Camptonectes, Chlamys, Eopecten), Limidae (Ctenostreon, Plagiostoma), Ostreidae (Ostrea, Nanogyra, Lopha), Trigoniidae (Trigonia,

Vaugonia ...), Lucinidae (Mesolinga, Mesomiltha), Fimbriidae (Fimbria), Astartidae (Astarte, Praeconia, Prorokia, Opis), Megalodontidae (Pachyrisma, Pterocardia), Diceratidae (Diceras, Plesiodiceras, Epidiceras)(1). Parmi les Gastropodes on note le plus souvent la présence de Trochotomidae (Trochotoma, Discotoma, Valfinia), Acmaeidae (Scurriopsis, Conorhytis), Trochidae (Chilodonta), Nododelphinulidae (Metriophalus), Pseudomelaniidae (Pseudomelania, Oonia), Zygopleuridae (Zygopleura), Neritopsidae (Neritopsis), Neritidae (Neridomus), Purpurinidae (Ochetochilus, Purpuroidea), Brachytrematidae (Brachytrema, Petersia), Procerithiidae (Procerithium, Paracerithium, Campanilopsis), Diatinostomidae (Diatinostoma), Cerithellidae (Ceritella, Fibula), Itieriidae (Itieria, Phaneroptyxis, Melanioplocus), Nerineidae (Cossmannea, Eunerinea, Bactroptyxis, Nerinea)(2), Aporrhaidae (Pietteia), Columbellinidae (Columbellaria), Ampullospiridae (Globularia, Ampullospira), Actaeonidae (Cylindrites, Euactaeonina).

On observe toutefois que les sédiments les plus fins renferment une majorité de Bivalves (espèces fouisseuses), tandis que les plus graveleux sont marqués par une forte proportion de Gastropodes.

Le plupart de ces Mollusques peuvent se trouver aussi bien, suivant les cas, dans les sédiments infra-, péri- ou post-récifaux, et même fréquemment aussi dans des bancs graveleux ou non et exempts d'influences proprement récifales (comme c'est le cas, par exemple, dans le Bathonien de Côte d'Or, dans l'Oxfordien du Jura suisse ou de la Meuse). Il apparaît en fait que, si ces peuplements ont pu trouver des conditions propices à leur développement dans le voisinage des récifs, ce n'est cependant pas à ceux-ci qu'ils doivent leurs possibilités d'existence : il serait probablement plus juste d'estimer que les facteurs ayant présidé à la construction des biohermes coralliennes jurassiques ont été également favorables à une brusque et remarquable diversification des peuplements malacologiques.

Ce sont, du reste, des types de peuplements très semblables, à quelques nuances près, que l'on retrouve couramment dans les faciès urgoniens du Crétacé.

Dans la nature actuelle, et en arrière des récifs barrière, les sédiments grossiers et moyens sont purs, bien oxygénés, instables en raison des actions hydrodynamiques qui déplacent au moins la pellicule superficielle et présentent souvent des ripple marks.

La diversité faunistique dans ce milieu est très grande et d'une façon générale les Gastropodes l'emportent en nombre d'espèces sur les Bivalves qui sont tous endogés (Taylor, 1968 - fig. 6),. Parmi ces derniers, les deposit feeders, qui pour se nourrir, exigent un biotope où il y a une assez grande quantité de matières organiques se déposant à la surface du sable, sont aussi peu nombreux que les suspension feeders qui se nourrissent en filtrant l'eau surmontant le sédiment, mais il semble que les densités de peuplement de tous ces Bivalves soient d'autant plus grandes que les actions hydrodynamiques sont plus faibles. Les familles caractéristiques sont les Tellinidae, les Cardiidae (Fragum), les Veneridae (Gafrarium, Venus, Pitar), les Codakiidae et les Donaciidae. Parmi les Gastropodes, les prédateurs et les détritivores sont dominants. Les premiers se nourrissent aux dépens de la faune endo-

---

(1) - Les Diceratidae se présentent généralement en "nids" lorsqu'ils se trouvent dans les sédiments d'arrière-récif, mais ils peuvent également se présenter en bancs infra- ou post-récifaux (L. Dangeard, 1950, p. 51 ; Menot et Rat, 1967, p. 2662).

(2) - Selon Peron (1901, p. 147), les Nerineidae jurassiques à forte plication interne auraient "vécu dans des eaux très agitées, sur des rochers et récifs battus par la vague, au milieu des coraux dont ils se nourrissaient sans doute". Mais un tel mode de vie apparaît bien improbable si l'on considère la lourdeur de certaines coquilles en regard du faible espace interne disponible pour loger les parties molles de l'animal, ce qui laisse à penser que ces organismes, mal adaptés à la reptation, devaient être plutôt microphages ou détritivores, en vivant dans une position plus ou moins ancrée, peut-être même légèrement enfouie et un peu à l'écart des récifs proprement dits (J. C. Fischer, 1969, p. 238). Les grosses Nérinées se rencontrent du reste le plus souvent dans des sédiments fins soit infra-récifaux (J. Lambert, 1884, p. 28), soit d'arrière-récif (Mégnien et Turland, 1970, p. 100).

gée (dont les Mollusques) et comprennent des Conidae, des Naticidae, des Terebridae, des Mitridae, alors que les seconds peuvent être classés en deux groupes : ceux qui se nourrissent de gros détritus et de cadavres (Nassariidae, Oliviidae, certains Muricidae) et les arénivores qui ingèrent le film superficiel très riche en détritus organiques (Cerithiidae). Les végétariens sont très rares par suite de l'absence d'herbier, mais quelques feutrages d'algues dans de petites dépressions permettent de rencontrer des Strombidae. Dans un tel faciès de sables grossiers hétérométriques, en arrière du récif barrière de Tuléar, B. Thomassin (1969 a) a montré que la faune comprenait 32 % de Mollusques, 34 % d'Annélides et 28 % de Crustacés. Parmi les Mollusques, les Gastropodes représentent 92 % (fig. 6). D'autre part, cette communauté vit sur elle-même, essentiellement à partir d'une faune endogée et d'espèces prédatrices, épigées ou endogées, s'en nourrissant. Il convient cependant de conclure, avec le dernier auteur cité, que les peuplements de ces sables coralliens sont analogues, à texture équivalente du substrat, à des peuplements de substrats meubles terrigènes. On pourrait donc les considérer comme indépendants du complexe récifal, mais il est certain que les matières organiques abondamment élaborées dans les parties vivantes du récif (mucus, agrégats) et entraînées au-dessus des sédiments meubles où ils se déposent, sont à la base de cette faune du point de vue trophique.

Deux biotopes particuliers doivent être ici mentionnés. Le premier concerne des sédiments non fixés par la végétation mais riches en matières organiques (sables vaseux et vases) particulièrement bien étudiés par O. Guerin-Ancey (1970) dans le chenal de Tuléar. Les peuplements exclusivement animaux, dominés par les Mollusques, comprennent des espèces caractéristiques et exclusives des genres Macoma, Paphia et Yoldia, pour les vases, et des genres Ensiculus, Dosinia et Mactra pour des sables vaseux ; les Gastropodes sont rares dans ces milieux et les Bivalves dominent à plus de 95 % (fig. 6). Le second biotope particulier concerne les lagons d'atoll du Pacifique central dont l'étude et l'interprétation écologique est compliquée par des problèmes de biogéographie et de richesse naturelle des régions envisagées. Les lagons, particulièrement les lagons d'atolls fermés, sont dépourvus d'herbier ou d'algueraies et les dépôts extrêmement fins qui se sédimentent continuellement dans le lagon ont une faune très pauvre, dont les représentants malacologiques appartiennent à cinq familles principales, Cerithiidae, Tellinidae, Cardiidae, Veneridae, Lucinidae. Cependant, cette liste de cinq familles est trompeuse, car le nombre d'espèces des sédiments meubles d'un atoll fermé, comme Reao dans les Tuamotu (B. Salvat), n'est que de treize espèces, après prospections exhaustives, dont un carnivore, un herbivore, trois arénivores, deux suspension feeders et six deposit feeders.

Il ressort de cet examen des peuplements malacologiques des sédiments non consolidés par des herbiers, que les plus grossiers (sédiments instables, fort hydrodynamisme et pauvreté en matières organiques) ont une très riche faune de Gastropodes (prédateur et détritivore) et de Lamellibranches, alors que les plus fins et les plus envasés sont fortement dominés par les Bivalves.

b) Les sédiments consolidés par la végétation

Il existe, au Jurassique moyen et supérieur, des peuplements révélateurs de milieux en algueraies ou en herbiers, sur fonds graveleux plus ou moins grossiers, qui ont été récemment mis en évidence dans le Bathonien (J. C. Fischer, 1969, 1971 a). Ces peuplements, bien que n'étant pas précisément caractéristiques des complexes récifaux, méritent cependant d'être considérés ici car il en existe à proximité immédiate de quelques biohermes coralliens (Bathonien de Saint-Michel dans l'Aisne, Oxfordien du Chesne dans les Ardennes, Kimméridgien de Valfin dans le Jura). Il s'agit de communautés à base de Gastropodes qui sont tous petits à très petits, assez fragiles, avec une proportion variable de jeunes qui peuvent atteindre dans d'autres milieux une taille beaucoup plus forte. Les quelques Bivalves qui s'y adjoignent sont principalement des Arcidae (Eonavicula), Mytilidae (Modiolus), Ostreidae (Lopha), Lucinidae (Mesolinga), Megalodontidae (petites Pterocardia), et les Gastropodes les plus caractéristiques appartiennent aux Euomphalidae (Discohelix, Nummocalcar), Fissurellidae (Rimulopsis), Acmaeidae (Dietrichiella), Trochidae (Proconulus, Ozodochilus, Cochleochilus, Neritopsidae (Neritopsis), Neritidae (Pileolus, petits Neridomus), Paraturbinidae (Chartronella), Amberleyidae (Riselloidea, petits Amberleya), Nododelphinulidae (petits Metriomphalus et Nododelphinula), Pseudomelaniidae (jeunes Oonia), Rissoidae (Trochoturbella, Thierachella), Rissoinidae (Buvignieria, Rissoina, Hirsonella), Brachytrematidae (Brachytrema), Procerithiidae (Procerithium, Paracerithium, Exelissa, Cryptaulax), Ceritellidae (jeunes ou petites Ceritella), Nerineidae (jeunes ou

petites Nerinella), Aporrhaidae (Cuphotifer), Acteonidae (Tornatellaea, Cylindrites, petites Cylindrobullina).

Mais il s'agit là, nous y insistons, de peuplements qui, liés à des prairies végétales, existent en compositions variées dans de nombreux milieux marins du Mésozoïque et du Cénozoïque, et n'ont que très accessoirement accompagné les complexes récifaux du Jurassique. De tels peuplements, à base de petits Gastropodes algophiles, se sont en effet poursuivis à travers tout le Crétacé (notamment dans le faciès urgonien) ; au Tertiaire, ces faunes caractéristiques d'herbiers ou d'algueraies s'enrichissent et se diversifient considérablement, comportant notamment une proportion beaucoup plus forte de Rissoacea, pour atteindre leur plein développement à l'époque actuelle.

Actuellement, les herbiers les plus répandus à proximité des ensembles récifaux sont ceux à Thalassia, aussi bien dans l'Atlantique que dans l'Indo-Pacifique. Il s'y ajoute souvent d'autres espèces (Cymodocea, Halophila, Caulerpa) qui peuvent d'ailleurs constituer des herbiers à eux seuls.

La présence de Phanérogames marines correspond à une certaine stabilité du substrat et à une plus grande richesse en éléments fins et organiques. La faune malacologique de ces herbiers n'est pas très différente de celle des éléments non consolidés : presque toutes les espèces s'y retrouvent mais leur abondance respective varie de même que leur densité de peuplement, et quelques familles y sont nettement mieux représentées. Tel est le cas de végétariens comme les Strombidae (Lambis, Strombus), les Rissoidae et les très nombreux Opisthobranches (Dolabella, Aplysiana, Bulla), ou même parmi la faune endogée des Pinnidae (Pinna, Atrina) et des Cerithiidae. Les Pectinidae et les Arcidae sont parfois bien représentés. Dans leur étude des herbiers de Thalassia de l'île Mahé aux Seychelles, Taylor J. D. (1968) puis Taylor et Lewis (1970), donnent l'importance relative des différents types de régime alimentaire (fig. 6). Conjointement aux Thalassia, l'herbier comprend 5 autres espèces de phanérogames marines dont des Halophila et des Cymodocea. Si l'on considère le nombre des espèces, les Gastropodes (55 %) sont un peu plus nombreux que les Bivalves, mais en considérant les nombres des individus ces derniers sont bien mieux représentés que les premiers. Parmi les Gastropodes de ces herbiers à Thalassia, on compte 30 % de végétariens (Cerithium, Strombus, Cypraea ...), 35 % de prédateurs (Conus, Drupa, Natica ...) et 15 % se nourrissent de tissus animaux morts (Nassarius). Parmi les Bivalves, on compte 75 % de suspension feeders (Pinna, Codakia, Ctena ...) et 25 % de deposit feeders (Veneridae et Tellinidae).

c) Zone intertidale

Dans la région intertropicale, la zone de balancement des marées peut être, comme les sédiments infralittoraux, de couleur blanche ou noire selon l'importance respective des éléments biodétritiques ou terrigènes. Il apparaît que la nature biogène des sédiments d'origine récifale n'induit pas la présence d'une faune malacologique particulière à conditions de milieu par ailleurs identiques, notamment le mode. Etant donné les ardeurs du soleil, ce n'est qu'aux niveaux inférieurs de la plage que se situent les Mollusques subissant une émersion de courte durée qui n'entraîne d'ailleurs qu'exceptionnellement la perte en eau de saturation du sédiment. La famille caractéristique, et presque exclusive de cette zone, est celle des Donacidae (en particulier Donax faba) dans l'Indo-Pacifique dont les représentants atteignent d'importantes densités de peuplement. Vers les niveaux de basse mer de vives eaux on passe insensiblement aux faciès précédents (sédiments sableux ou sablo-vaseux avec ou sans herbiers) et les Tellinidae, les Veneridae, les Mesodesmatidae (Mesodesma), les Scrobiculariidae (Semele), les Sanguinolariidae (Asaphis) et les Terebridae peuvent être plus ou moins abondants.

La Mangrove, dont on connaît certains exemples dès l'Eocène (J.-C. Plaziat, 1970), constitue un ensemble sans dépendance avec les formations récifales ; mais son existence dans les régions intertropicales, conjointement aux récifs, nous oblige à quelques remarques, ce d'autant plus que stratigraphiquement des lithofaciès de sédiments biogènes et de mangrove peuvent se superposer. Le peuplement malacologique d'espèces caractéristiques et exclusives de ces milieux comprend des Littorinidae comme Littorina scabra sur les végétaux de la Mangrove, avec des Basommatophores El-

lobiidae appartenant aux genres Melampus et Cassidula, des Cerithiidae (Cerithidea et Terebralia sur la vase) des Ostreidae (Crassostrea fixés aux racines aériennes des arbres) et des Isognomonidae (voir Macnae et Kalk, 1962 a).

4° - EAUX RECIFALES ET PERIRECIFALES

Il s'agit ici de Nautiloidea dont quelques espèces ont pu, à différentes périodes des temps géologiques, côtoyer plus ou moins occasionnellement les récifs coralliens sans toutefois en avoir été jamais dépendantes.

On connaît ainsi, dans le Silurien nord-américain (A. F. Foerste, 1930), l'exemple d'un peuplement de Nautiloidea composé pour l'essentiel par des brévicones (Hexameroceras, Stenogomphoceras, Phragmoceras, Mandaloceras) dont les éléments parsèment les récifs coralliens et qui pourrait, d'après Furnish et Glenister (1964) avoir sporadiquement vécu sur ces lieux mêmes.

A partir du Jurassique en particulier, il n'est pas exceptionnel de rencontrer, dans les abords immédiats des récifs coralliens, des Nautiloidea qui ont pu occasionnellement trouver là des terrains propices pour la chasse (la flottabilité de ces coquilles, après la mort de l'animal, impose cependant de grandes réserves quant aux relations ayant pu exister entre leur lieu de vie et leur lieu d'enfouissement).

On sait en tous cas que les cinq espèces de Nautilus actuellement vivantes, toutes cantonnées dans l'Indo-Pacifique et dont on connait l'importance des déplacements saisonniers, mensuels ou diurnes, peuvent remonter le long des falaises récifales pour la recherche de proies faciles. Mais il est bien évident qu'elles ne doivent pas être pour autant considérées comme caractéristiques des complexes récifaux coralliens.

C - Importance des Mollusques dans les complexes récifaux coralliens

Pratiquement négligeable durant tout le Paléozoïque (absence de Mollusques perforants, rareté des espèces fixées, faiblesse des accumulations coquillières), le rôle des Mollusques dans les complexes récifaux coralliens n'a commencé à se préciser qu'au Jurassique et apparaît particulièrement important dans la nature actuelle.

Dans les complexes récifaux actuels, les études de bionomie et d'écologie sur les Mollusques peuvent être plus précises et, par ailleurs, tous les groupes floristiques ou faunistiques peuvent être étudiés, et le rôle et l'importance des Mollusques dégagés.

Nous aborderons sommairement leur représentativité bionomique, leur rôle dans la construction ou la destruction de l'édifice récifal, leur importance quantitative par rapport aux autres organismes.

Les Mollusques sont les seuls macrobenthontes à coloniser toutes les zones, dépendant étroitement ou non des formations récifales, du fond marin océanique au pied de la végétation de l'île ou de l'atoll. Par rapport aux autres groupes faunistiques ils sont plus ou moins abondants dans les différentes zones mais dominent souvent. Leur importance est très secondaire sur la pente externe, mais ils sont bien représentés sur la crête algale et sur le platier vivant où la diversité des microhabitats crée une grande diversité spécifique ; ils sont largement dominants dans la zone supérieure où leurs congénères sont des Crustacés. Enfin, dans les substrats meubles, avec ou sans herbier, ils dominent très généralement les Crustacés, les Annélides et les Echinodermes.

Quel rôle jouent les Mollusques dans la construction ou la destruction de l'édifice récifal ?

Les Lamellibranches dont une valve est fixée au substrat (Chama, Spondylus) ainsi que les Gastropodes Vermetidae contribuent irréfutablement à la construction et à la consolidation du récif. Tous les autres Mollusques participent indirectement à l'édification du complexe récifal par accumulation de leurs coquilles. Le phénomène est particulièrement important dans les lagons puisque les Mollusques, surtout abondants sur les platiers (vivants ou morts), se trouvent rejetés en arrière du récif par les vagues de l'océan. Cette contribution sédimentaire est extrêmement importante lorsque les Mollusques atteignent de fortes densités de peuplement. Tel est le cas dans les atolls fermés de Tuamotu où les valves de Tridacna maxima accumulées en cordon de plusieurs mètres d'épaisseur et de plusieurs centaines de mètres carrés de surface réduisent peu à peu la surface du lagon et entraînent son comblement. Mais les Mollusques jouent un rôle également destructeur, dû notamment aux perforants (Mytilidae), aux bivalves fixés par un byssus et dont les valves érodent le substrat (Tridacnidae, Arcidae), mais surtout aux nombreuses espèces qui râpent le substrat (Patellidae, Littorinidae) pour se nourrir des algues et microorganismes vivant à la surface du corail mort. Nous considérons que ce phénomène de râpe, essentiellement dû à des Archaeogastropodes et à des Mésogastropodes, est un des facteurs de l'érosion les plus importants.

Les recherches écologiques quantitatives

Peu d'études sur les densités de peuplement et les biomasses ont été effectuées jusqu'à présent. Elles sont pourtant d'un très grand intérêt car elles permettent d'apprécier à sa juste valeur l'importance des Mollusques dans les complexes récifaux. Le nombre restreint de ces recherches permet de les citer toutes. Après le travail de Odum et Odum (1955), qui s'intéresse peu aux Mollusques, le premier travail quantitatif est celui de A. H. Banner (1952) : sur un récif extérieur de l'atoll d'Onotoa, il parvient à des densités moyennes, calculées à partir de stations représentatives le long d'une radiale perpendiculaire au front du récif, de l'ordre de 58,8 individus/m2 - nombre impressionnant qui se ramène à 14,3 ind./m2 si l'on excepte le peuplement de Nerita plicata aux très grandes concentrations dans les hauts niveaux. J. D. Taylor (1968) aux Seychelles ne donne des densités de peuplement que pour les bivalves endogés de deux communautés : en bordure de mangrove, il observe dans la communauté à Uca-Gafrarium des densités maximales de 115 ind./m2 pour Gafrarium timidum, qui constitue 80 % de l'endofaune malacologique dont la densité moyenne de peuplement est de 44 ind./m2. A. Kohn (1968), pour le seul groupe des Cônes dans un atoll des Maldives, arrive à une densité moyenne de 1 ind./m2 sur du beach-rock entre récif et plage, densité qui s'abaisse de 0,03-0,15 ind./m2 pour les faciès à coraux vivants. J. I. et S. A. Hardy (1969), sur 8 radiales totalisant 1100 m2, dénombre 178 Tridacna maxima correspondant à une moyenne de 15,6 grammes de matière vivante au mètre carré dans une île des Palau. Après la prospection quantitative de 16 récifs extérieurs d'atolls et de récifs barrière d'îles hautes en Polynésie française, représentant une surface totale de 4000 m2 comprenant crête algale, platier et zone supérieure, et ayant amené la récolte de près de 17.000 individus, G. Richard et B. Salvat (1971) arrivent à une densité moyenne en Mollusques de 3,8 ind./m2 correspondant à une biomasse (poids frais des parties molles) de 20,2 g/m2 dans laquelle Vermetus maximus et Chama imbricata tiennent une place importante en raison de leur poids. Exception faite de ces deux espèces, les valeurs moyennes sont 3,2 ind./m2 et 1,6 g/m2. Les auteurs comparent dans leur travail la richesse malacologique (en nombre d'espèces, en nombre d'individus, en biomasses) des différentes zones du récif ainsi que les résultats obtenus sur les atolls, d'une part, et les récifs barrière d'îles hautes d'autre part, considérations qui nous entraîneraient ici trop loin. Enfin B. Salvat (1971 a), par des prospections quantitatives dans le lagon de Réao, a pu mettre en évidence l'extraordinaire exubérance des Mollusques dans cet atoll fermé en évaluant la totalité de la faune malacologique de la bordure lagunaire : 40,2 km de bordure, profondeur de 0 à 6 mètres en moyenne, 3,7 km2, 195 millions de Mollusques (24 épigés et 171 endogés), biomasse décalcifiée de 436 tonnes (364 pour les Mollusques épigés et 72 pour les endogés), prédominance d'une espèce : Tridacna maxima (11 millions d'individus sur 195, mais 326 tonnes sur 436), valeur moyenne en densité de peuplement 52,7 ind./m2 et en poids frais des parties molles 117,8 g/m2. L'abondance des Mollusques dans ces lagons d'atolls fermés permet d'envisager les possibilités d'exploitation d'une telle richesse en matière vivante (densité maximale de plus de 5 kg/m2, en poids frais des parties molles) dans un milieu naturel par ailleurs extrêmement favorable pour l'aquaculture (Salvat 1971 b).

Conclusions

Une telle étude d'ensemble, portant sur la paléoécologie et l'écologie des Mollusques dans les complexes récifaux coralliens, ne pouvait se concevoir sans rappeler tout d'abord certaines données relatives à ce phénomène biologique remarquable que constitue l'édification récifale, notamment en ce qui concerne la nature des organismes constructeurs, la morphologie des récifs, la classification des milieux coralliens, la distribution et les conditions d'existence des récifs à Madréporaires.

Il nous est apparu préférable, pour le but recherché, de limiter notre étude aux milieux qui se trouvent directement déterminés par l'activité des Madréporaires constructeurs de récifs ou qui leur sont étroitement dépendants ; en effet, vouloir considérer le phénomène récifal en lui-même et d'un point de vue essentiellement morphologique (ou morpho-sédimentaire), conformément à une tendance assez répandue, en conjoignant des formations aussi différentes que peuvent l'être par exemple des massifs calcareo-algaires, des biohermes à Madréporaires hermatypiques ou des biostromes à Rudistes, serait revenu à méconnaître la part des exigences et l'importance des influences biologiques propres à ces différents organismes, et donc à rendre illusoire tout essai de compréhension écologique. Et nous avons pu constater que, dans les milieux considérés, les peuplements malacologiques ne se répartissent que secondairement en fonction de la morphologie récifale proprement dite, tandis qu'ils apparaissent essentiellement subordonnés à la qualité des substrats (selon que ceux-ci sont durs, meubles ou algaires, battus ou abrités, immergés ou exondés), conformément à ce que l'on observe en général pour tous les peuplements benthiques.

Les Madréporaires constructeurs de récifs, dont on peut estimer que les exigences essentielles ont assez peu varié au cours des temps géologiques (tout au moins en ce qui concerne les Hexacoralliaires hermatypiques), se trouvent en effet à l'origine de divers biotopes bien particuliers où certains peuplements malacologiques ont pu s'implanter en atteignant dans certains cas des densités remarquablement fortes.

Les récifs à Tabulés et Tétracoralliaires du Paléozoïque, dont l'influence sur l'environnement paraît avoir été extrêmement faible, ne semblent pas avoir déterminé de milieux bien favorables à l'adaptation des Mollusques ; les quelques espèces qu'on a pu y trouver, généralement dispersées, appartiennent au benthos ou au nekton extracoralliens.

C'est seulement au Jurassique moyen et supérieur, lors du développement des récifs à Hexacoralliaires hermatypiques, que l'on commence à trouver des peuplements malacologiques qui, sans être pour autant exclusifs de ces milieux, y ont cependant trouvé des conditions de vie particulièrement favorables : apparition de quelques Bivalves directement implantés sur les biohermes ou foreurs des substrats durs, prolifération de peuplements à dominance de Gastropodes sur les paléosubstrats graveleux meubles ou partiellement consolidés, présence de Mollusques fouisseurs à dominance de Bivalves dans les vases fines prérécifales, développement des peuplements à base de petits Gastropodes algophiles traduisant la présence d'algueraies ou d'herbiers prérécifaux.

Ces derniers types de peuplements se retrouvent sporadiquement au Crétacé, avec des compositions diverses, notamment dans les faciès de type urgonien et malgré la grande rareté des constructions proprement madréporiques que l'on constate durant toute cette période. Et nos connaissances sur les milieux coralliens récifaux du Tertiaire se trouvent encore trop limitées pour permettre une étude paléoécologique de leurs peuplements en Mollusques.

L'étude écologique des formations récifales actuelles, bien qu'elle nous ait permis de déterminer avec une relative précision les peuplements caractéristiques de chaque zone ou biotope, ne permet cependant pas de tracer un cadre général de répartition basé sur des familles malacologiques : à l'intérieur d'une même famille, d'un même genre, l'écologie de chaque espèce est particulière, et

il ne saurait être question de considérer que telle famille malacologique ou même tel genre est caractéristique, par exemple, du platier vivant et strictement limité à cette zone. Il ne saurait être, non plus, question de transposer nos connaissances écologiques sur les espèces actuelles aux conditions paléoécologiques subies par des espèces voisines à des périodes géologiques éloignées.

..ous avons pu surtout constater que, dans les formations récifales actuelles, chaque zone est marquée par une certaine proportionnalité entre les Bivalves et les Gastropodes : si, sur la pente externe les deux classes s'équilibrent, les Gastropodes sont par contre dominants sur la crête algale lorsque celle-ci existe ; les Gastropodes sont également dominants sur le platier vivant et plus encore sur le platier mort. Bien entendu, les Bivalves présents dans ces zones sont sessiles, fixés au substrat par l'une de leurs valves ou par un byssus. Dans les sédiments graveleux meubles biogènes avec ou sans herbier, les Gastropodes peuvent l'emporter largement sur les Bivalves, mais le phénomène s'inverse dans les sédiments sablo-vaseux fins sans végétation où les Bivalves dominent à 95 % (ainsi qu'on l'observe déjà dans les sédiments périrécifaux du Mésozoïque). Les Gastropodes sont seuls représentés dans la zone supérieure.

Les facteurs édaphiques (qualité des substrats et mode hydrodynamique) apparaissent donc déterminants pour la distribution des peuplements malacologiques dans les formations récifales actuelles aussi bien que fossiles. Toutefois, le régime alimentaire des espèces est également intéressant à considérer, ce d'autant plus que dans certaines zones actuelles un régime alimentaire peut l'emporter nettement sur les autres ; les Gastropodes de la crête algale sont en très grande majorité des végétariens (Archaeogastropodes), ceux du platier vivant et du platier mort sont en très grande majorité des carnivores (Néogastropodes Siphonostomes), mais ceux de la zone supérieure sont à nouveau et presque exclusivement des végétariens ; ces Gastropodes végétariens sont des râpeurs de substrats se nourrissant en particulier de Cyanophycées épilithes et endolithes ; dans les sédiments meubles non fixés par la végétation dominent les prédateurs et les détritivores, tandis que les zones d'herbiers renferment une proportion plus forte de végétariens.

Les Mollusques, dont le rôle dans les complexes récifaux coralliens n'a véritablement commencé qu'au Jurassique, sont actuellement les seuls macrobenthontes qui aient pu s'adapter à toutes les zones dépendant plus ou moins étroitement des formations récifales à Madréporaires. Leur action, dont la part destructrice n'est pas négligeable, apparaît en fait essentiellement constructrice, notamment par leur contribution sédimentaire qui peut être extrêmement importante lorsque les espèces atteignent de fortes densités de peuplement.

Les récentes études sur les aspects trophiques dans les récifs coralliens montrent que le complexe récifal repose en fait beaucoup plus sur la photosynthèse des algues calcaires et des Zooxanthelles symbiotiques des coraux, que sur une production phytoplanctonique importante. Le mucus et les agrégats organiques produits en grande quantité par la vie récifale passent ensuite dans la chaîne alimentaire, les Mollusques en dépendant à des niveaux trophiques différents, directement ou indirectement.

Néanmoins, nous devons constater que, exception faite des quelques Mollusques proprement symbiotiques ou parasites des Hexacoralliaires hermatypiques, aucune des espèces malacologiques peuplant les complexes récifaux coralliens actuels ne sont exclusivement adaptées à ces biotopes particuliers, et qu'elles peuvent se retrouver dans les divers milieux non coralliens du domaine intertropical. Cette même constatation ressort également de l'étude des Mollusques rencontrés dans les complexes récifaux coralliens fossiles, notamment en ce qui concerne ceux du Jurassique.

Pour terminer, nous tenons à souligner que ce travail doit être surtout considéré comme une mise au point destinée à susciter de nouvelles recherches sur ce phénomène majeur des complexes récifaux coralliens et des peuplements qui les composent. Il montre par ailleurs combien il peut être bénéfique de combiner des études de paléoécologie et d'écologie sur un sujet donné, sans que cela implique pour autant une similitude des méthodes et des buts propres à chacune de ces deux disciplines, ni la recherche d'analogies trop étroites entre les phénomènes du passé et ceux du présent.

Ouvrages cités

ARKELL W. J. (1927). - The corallian rocks of Oxford, Berks and North Wilts. Phil. Trans. Roy. Soc., vol. CCXVI B, p. 67-181, 14 fig., pl. I, II.

ARKELL W. J. (1928). - Aspects of the ecology of certain fossil coral reefs. Journ. of Ecology, vol. XVI, p. 134-149, 2 fig., pl. XIX-XXI.

ARKELL W. J. (1936). - On the nature, origin and climatic significance of the coral reefs in the vicinity of Oxford. Quart. Journ. Geol. Soc., vol. 91 (année 1935), p. 77-110, pl. VI.

ASTRE G. (1957). - Recherches sur l'organisation et la vie des Radiolitidae. Mém. Soc. Géol. France, nouv. sér., vol. 36, n° 80, 88 p., 19 fig.

BAISSAC J. de B., LUBET P.E. et MICHEL C.M. (1962). - Les biocoenoses benthiques littorales de l'Ile Maurice. Rev. Trav. Stat. Mar. Endoume, bull. 25, fasc. 39, pp 253-291.

BANNER A. H. (1952). - Preliminary report on marine biology study of Onotoa atoll, Gilbert Islands. Atoll Research Bull., n°13, p. 1-42.

BONTE A. (1941). - Contribution à l'étude du Jurassique de la bordure septentrionale du bassin de Paris. Bull. Serv. Carte Géol. France, t. XLII, n°205, 439 p., 67 fig., 4 tabl., 11 pl.

BOURGEAT E. (1886). - Notice stratigraphique sur le Corallien de Valfin. In de Loriol et Bourgeat, Etude sur les Mollusques des couches coralligènes de Valfin (Jura). Mém. Soc. Pal. Suisse, vol. XIII, p. 5-34, pl. A-C.

BOURGEAT E. (1887). - Recherches sur les formations coralligènes du Jura méridional. Thèse. Fac. Sci. Paris, 186 p., 9 fig., 7 pl.

CAROZZI A. (1955). - Le Jurassique supérieur récifal du Grand Salève, essai de comparaison avec les récifs coralliens actuels. Eclog. Geol. Helv., vol. 47, n° 2, p. 373-376.

CATALA R. (1950). - Contribution à l'étude écologique des îlots coralliens du Pacifique sud. Bull. Biol. France Belgique, vol. 84, p. 234-310.

CHENG T.C. (1967). - Marine Molluscs as hosts for symbioses with a review of known parasites of commencialy important species. Advances Mar. Biol., vol. 5, p. 1-424.

CHEVALIER J.P., DENIZOT M., MOUGIN J.L., PLESSIS Y. et SALVAT B. (1968). - Etude géomorphologique et bionomique de l'atoll de Mururoa. Cahiers du Pacifique, n° 12, p. 1-144, 62 fig., 24 pl.

CLOUD P.E. (1952). - Facies relationships of organic reefs. Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., vol. 36, p. 2125-2149, 4 fig.

CLOUD P.E. (1959). - Geology of Saipan, Mariana Islands. Pt. IV, submarine topography and shoal-water ecology. U.S. Geol. Surv. Profess. Papers, n° 280 K, p. 361-445, pl. 123-139.

COLLIGNON M. (1960). - Calcaires à Polypiers, récifs et atolls au Sud de Madagascar. Bull. Soc. Géol. France (7), t. I, fasc. 4 (année 1969), p. 403-408, 2 fig.

DANGEARD L. (1950). - Le récif lusitanien de Bellême (Orne). Bull. Soc. Linn. Normandie, sér. 9, vol. VI, p. 50-53, 2 fig.

DANGEARD L. (1954). - Sur l'emploi du terme de "récif" en géologie. Bull. Soc. Linn. Normandie, sér. 9, vol. VII, p. 72-73.

DAUTZENBERG Ph. (1929). - Mollusques testacés marins de Madagascar. Faune des Colonies françaises III, p. 321-636, pl. IV-VII.

DAUTZENBERG Ph. et BOUGE J. L. (1933). - Mollusques testacés marins des établissements français de l'Océanie. Journ. de Conchyliol., t. LXXVII, p. 41-108, 145-326, 351-469.

DECHASEAUX C. (1941). - Localisation de la faune dans le récif de Valfin. C.R. somm. Soc. Géol. France, p. 13-15.

DECHASEAUX C. et SORNAY J. (1960). - "Récifs" à Rudistes. Bull. Soc. Géol. France (7), t. I (année 1959), p. 399-401.

DEMOND J. (1957). - Micronesian reef-associated Gastropods. Pacific Science, vol. II, n°3, p. 275-341.

DOTY M. S. et MORRISON J. P. E. (1954). - Interrelationships of the organisms on Raroia Aside from man. Atoll. Res. Bull., n°35, p. 1-61, 9 fig.

ENAY R. (1965). - Les formations coralliennes de Saint-Germain-de Joux (Ain). Bull. Soc. Géol. France (7), t. VII, p. 23-31, 3 fig.

FISCHER J.-C. (1964). - Contribution à l'étude de la faune bathonienne dans la vallée de la Creuse (Indre). Brachiopodes et Mollusques. Annales de Paléontol., Invert., t. L, fasc. 1, p. 21-101, 36 fig., pl. I, II.

FISCHER J. C. (1969). - Géologie, paléontologie et paléoécologie du Bathonien au Sud-Ouest du Massif ardennais. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., sér. C, t. XX, 319 p., 73 fig., 9 tabl., 21 pl.

FISCHER J.-C. (1971 a). - Les peuplements fossiles dans l'"Oolithe blanche" du Châtillonnais (Côte-d'Or). Bull. Scient. Bourgogne, t. XXVI (année 1969), p. 211-229, 1 fig.

FISCHER J.-C. (1971 b). - Tendances et méthodes en paléoécologie. Bull. Soc. Géol. France (7), t. XII (année 1970), 16 p. dactyl. (sous presse).

FISCHER P. (1880-1887). - Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique. Savy éd., Paris, 1369 p., 1138 fig., 22 pl.

FISCHER P. H. (1956). - Gastéropodes excavateurs de roches littorales. Proc. XIV th. Int. Congr. Zool. (Copenhague 1953), sect. XIII, p. 455-459.

FOERSTE A. F. (1930). - Port Byron and other Cephalopods. Denison Univ. Bull. Journ. Sci. Lab., vol. 25, p. 1-124, pl. I-XXV.

FRENEIX S. (1960). - Remarques sur les faunes de Lamellibranches des milieux récifaux mésozoïques (Rudistes exceptés). Bull. Soc. Géol. France (7), t. I, fasc. 4 (année 1959), p. 411-414.

FREUND R. (1965). - Upper cretaceous reefs in Northern Israel. Israel Journ. Earth Sci., vol. 14, n° 3-4, p. 108-121.

FURNISH W. M. et GLENISTER B. F. (1964). - Paleoecology (Nautiloidea), in R.C. Moore, Treatise on

Invertebrates Paleontology, part K, p. 114-124.

GOHAR H.A.F. et SOLIMAN G.N. (1963 a). - On three mytilid species boring in living corals. Publ. Mar. Biol. Stat. Al-Ghardaga (Red-Sea), n° 12, p. 65-98.

GOHAR H.A.F. et SOLIMAN G.N. (1963 b). - On the biology of three corallophilids boring in living corals. Publ. Mar. Biol Stat. Al-Ghardaga (Red-Sea), n° 12, p. 99-126, 2 tabl., 26 fig., 1 pl.

GOREAU T.F. (1959). - The ecology of Jamaican coral reefs. I, species composition and zonation. Ecology, vol. 40, (1), p. 67-89.

GOREAU T.F. (1964). - Mass expulsion of Zooxanthellae from Jamaica reef communities after hurricane flora. Science, vol. 145, n° 3630, p. 383-386.

GOREAU T.F., GOREAU N.I., SOOT-RYEN T. et YONGE C.M. (1969). - On a new commensal mytilid (Mollusca, Bivalvia) opening into the coelenteron of Fungia scutaria (Coelenterata). Journ. Zool., vol. 158, p. 171-195.

GOREAU T.F., GOREAU N.I., YONGE C.M. et NEUMANN Y. (1970). - On feeding and nutrition in Fungiacava eilatensis (Bivalvia, Mytilidae), a commensal living in fungiid corals, Journ. Zool., vol. 160, p. 159-172.

GUBLER Y. et LOUIS M. (1962). - Etude d'un certain milieu du Kimméridgien bitumineux de l'Est de la France. Rev. Instit. Fr. Pétrol et Ann. Combust. Liq., vol. XI, n° 12, p. 1536-1543, 4 fig., 2 tabl.

GUERIN-ANCEY O. (1970). - Etude des intrusions terrigènes fluviatiles dans les complexes récifaux : délimitation et dynamique des peuplements des vases et des sables vaseux du chenal post-récifal de Tuléar (S.W. de Madagascar). Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume, fasc. hors-sér., suppl. n° 10, p. 3-46.

HARDY J.T. et S.A. (1969). - Ecology of Tridacna in Palau. Pacific Science, vol. XXIII, n° 4, p. 467-472.

HEDLEY C. (1899). - The Mollusca of Funafuti. Mem. Australian Museum, part VII (p. 397-488), part VIII (p. 491-535), part IX (p. 549-565).

HENSON F.R.S. (1950). - Cretaceous and tertiary reef formations and associated sediments in Middle-East. Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., vol. 34, n° 2, p. 215-238, 14 fig., 1 tabl.

IRELADE T. (1939). - Mollusca, Part. I. Sci. Rep. Great Barrier Reef. Exped. (1928-1929), vol. V, n° 6, p. 209-425.

JOHANNES R.E. (1967). - Ecology of organic aggregates in the vicinity of a coral reef. Limnol. and Oceanogr., vol. XII, n° 2, p. 185-195.

KALK M. (1958). - The general ecology of the shore of Inhaca Island, in A natural history of Inhaca Island, Moçambique. Witwat. Univ. Press (Johannes-burg), p. 31-39.

KOHN A.H. (1966). - Food specialization in Conus in Hawaii and California. Ecology, vol. 47, p. 1041-1043.

KOHN A. (1968). - Microhabitats, abundance and food of Conus on atoll reefs in the Maldive and Chagos Islands. Ecology, vol. 49, p. 1046-1062..

LADD H.S. (1966). - Chitons and Gastropods (Haliotidae through Adeorbidae) from the Western Pacific

Islands. Geol. Surv. Profess. Paper, n° 531, 98 p., 14 fig., 16 pl.

LADD H. S. (1970). - Eocene Mollusks from Eua, Tonga. Geol. Surv. Profess. Paper, n° 640 C, p. III-VIII et 61-65, pl. I-V.

LADD H. S., TRACEY J. I., WELLS J. W. et EMERY K. O. (1950). - Organic growth and sedimentation on an atoll. Journ. of Geol., t. 58, n° 4, p. 410-425.

LADD H. S., TRACEY J. I. et GROSS M. G. (1970). - Deep drilling on Midway Atoll. Geol. Surv. Profess. Paper, n° 680 A, 22 p., 20 fig.

LAFUSTE J. (1955). - Sur l'importance relative des organismes constructeurs des récifs séquaniens d'Angoulins-sur-Mer (Charente Maritime). C.R. somm. Soc. Géol. France, p. 130, 131.

LAFUSTE J. (1957). - Le récif corallien de la corne nord de la Pointe de Ché (Séquanien supérieur). Ann. Soc. Sci. Nat. Charente Marit., nouv. sér., vol. III, fasc. 9, p. 133-146, 1 fig.

LAFUSTE J. (1960). - Les apports terrigènes dans les récifs du Séquanien du Sud de la Rochelle (Charente Maritime). Bull. Soc. Géol. France (7), t. I, fasc. 4 (année 1959), p. 365-368.

LAMBERT J. (1884). - Etude sur le terrain jurassique moyen du département de l'Yonne. Bull. Soc. Hist. Nat. Yonne, vol. 38, n° 2, p. 14-175

LAMY E. (1938). - Mission Robert Ph. Dollfus en Egypte. VII, Mollusca Testaces. Mém. Instit. Egypte, t. 37, p. 1-89, pl. I.

LECOMPTE M. (1952). - Madréporaires paléozoïques. In J. Piveteau, Traité de Paléontologie. Masson éd. (Paris), t. I c, p. 419-538, fig. 1-74.

LECOMPTE M. (1954). - Quelques données relatives à la genèse et aux caractères écologiques des "récifs" du Frasnien de l'Ardenne. Vol. Jubil. Van Straelen (Instit. Roy. Sci. Nat. Belgique), t. I, p. 151-181.

LORIOL P. de (1886-1888). - Etudes sur les Mollusques des couches coralligènes de Valfin (Jura), précédées d'une notice stratigraphique par l'abbé E. Bourgeat. Mém. Soc. Pal. Suisse, vol. XIII (p. 1-120 et pl. A-C et I-XI), vol. XIV (p. 121-224 et pl. XII-XXIII), vol. XV (p. 225-369 et pl. XXIV-XXXVII).

LORIOL P. de (1889-1892). - Etudes sur les Mollusques des couches coralligènes inférieures du Jura bernois, accompagnées d'une notice stratigraphique par E. Koby. Mém. Soc. Pal. Suisse, vol. XVI (p. 1-79 et pl. I-IX), vol. XVII (p. 80-174 et pl. X-XVIII), vol. XVIII (p. 175-260 et pl. XIX-XXVII), vol. XIX (p. 261-419 et pl. XXVIII-XXXVII).

LORIOL P. de (1893). - Description des Mollusques et des Brachiopodes des couches séquaniennes de Tonnerre (Yonne), accompagnée d'une étude stratigraphique par J. Lambert. Mém. Soc. Pal. Suisse, vol. XX, 213 p., 20 pl.

LOWENSTAM H. A. (1957). - Niagaran reefs in the Great Lakes area. In H. S. Ladd, Treatise on marine ecology and paleoecology. Mem. Geol. Soc. Amer., mem. 67, vol. 2, p. 215-248, 4 fig.

LUCAS G. (1970). - Formations construites. Essai de classification et d'interprétation. C. R. Acad. Sci., t. 270 (16 mars 1970), sér. D, p. 1417-1420.

MACNAE W. et KALK M. (1962 a). - The ecology of the mangrove swamps at Inhaca Island, Moçambique. Journ. of Ecology, vol. 50, p. 19-34.

MACNAE W. et KALK M. (1962 b). - The fauna and flora of sand flats at Inhaca Island, Moçambique. Journ. Anim. Ecology, vol. 31, p. 93-128.

MEGNIEN C. L., MEGNIEN F. et TURLAND M. (1970). - Le récif oxfordien de l'Yonne et son environnement sur la feuille de Vermenton (1/50. 000). Bull. Bur. Rech. Geol. Min., sér. 2, sect. I, n° 3, p. 83-115, 24 fig., 1 pl.

MENOT J. C. et RAT P. (1967). - Sur la structure du complexe récifal jurassique de la vallée de L'Yonne. C. R. Acad. Sci., t. 264, sér. D, n° 23, p. 2620-2623, 1 fig.

MILLIMAN J. D. (1969). - Four southwestern caribbean atolls : Courtown Cays, Albuquerque Cays, Roncador Bank and Serrana Bank. Atoll. Res. Bull., vol. 129, p. 1-26.

MILOVANOVIC B. (1933). - Les problèmes paléobiologiques et biostratigraphiques des Rudistes (en yougoslave, avec résumé en français). Mém. Serv. Géol. Roy. Yougoslavie, 196 p., 72 fig.

MORRISON J. P. E. (1954). - Animal Ecology of Raroia Atoll, Tuamotus. Part I, ecological notes on the Mollusks and other animals of Raroia. Atoll Res. Bull., vol. 34, p. 1-18

MORTON J. E. et CHALLIS D. A. (1969). - The biomorphology of Salomon Islands shores with a discussion of zoning patterns and ecological terminology. Phil. Trans. Roy. Soc., B, vol. 255, p. 459-516.

ODUM E. P. et ODUM H. T. (1955). - Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll. Ecolog. Monographs, vol. 25, p. 291-320.

ORR MAES V. (1967). - The littoral marine Mollusks of Cocos-Keeling Islands (Indian Ocean). Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, vol. 119, n° 4, p. 93-217.

OTTER G. W. (1937). - Rock-destroying organisms in relation to coral reefs. Sci. Rep. Great Barrier Reef Exped. (1928-1929), vol. I, n° 12, p. 325-352, 5 fig., 1 tabl., 6 pl.

PERES J. M. et PICARD J. (1969). - Réflexions sur la structure trophique des édifices récifaux. Marine Biology, vol. 3, n° 3, p. 227-232.

PERON P. -A. (1901). - Sur les Nérinées jurassiques et la structure de leur coquille. Assoc. Fr. Av. Sci., 30è sess. (Ajaccio), 1° partie, p. 147, 148.

PHILIP J. (1965). - Présence de biohermes à Madréporaires dans le Crétacé supérieur des Martigues (Bouches du Rhône). C. R. Acad. Sci., t. 260, p. 5841-5843.

PICARD J. (1967). - Essai de classement des grands types de peuplements marins benthiques tropicaux, d'après les observations effectuées dans les parages de Tuléar (S. W. de Madagascar). Rec. Trav. Stat. Marit. Endoume, fasc. hors sér., suppl. n° 6, pp 3-24.

PICHON M. (1964). - Contribution à l'étude de la répartition des Madréporaires sur les récifs de la région de Tuléar, Madagascar. Rec. Trav. Stat. Marit. Endoume, fasc. hors sér.,

suppl. n° 2, p. 78-203, 8 pl.

PLAYFORD P. E. et LOWRY D. C. (1966). - Devonian reef complexes of the Canning Basin, Western Australia. Geol. Surv. West. Australia, bull n° 118, 150 p., 48 fig., 7 pl.

PLAZIAT J. -C. (1970). - Huitres de mangroves et peuplements littoraux de l'Eocène inférieur des Corbières. Geobios, n° 3, fasc. 1, p. 7-27, 9 fig.

PUGH W. E. (1950). - Bibliography of organic reefs bioherms and biostroms. Seism. Serv. Corporat., 139 p.

QASIM S.Z. et SANKARANARAYANAN V. N. (1970). - Production of particulate organic matter by the reef on Kavarattii Atoll (Laccadives). Limnolog. and Oceanogr., vol. 15, n° 4, p. 574-578.

RANSON G. (1950). - Géonémie, écologie, et répartition géographique des coraux constructeurs de récifs. Coraux et climats. C. R. Soc. Biogéogr., 27è ann., n° 235, p. 78-88.

RAT P. (1968). - Milieux récifaux fossiles et genèse des calcaires. Spisan. Bulgar. Geol. Druzi, vol. XXIX, n° 1, p. 63-72, 6 fig.

RENAUD MORNANT J., SALVAT B. et BOSSY C. (1971). - Macrobenthos and meiobenthos from the closed lagoon of a polynesian atoll, Maturei Vavao (Tuamotu). Biotropica (33 p. dactyl., sous presse).

RICHARD G. et SALVAT B. (1971). - Bilan comparatif, qualitatif et quantitatif des Mollusques des récifs extérieurs d'atolls ou d'îles hautes de Polynésie française. Haliotis vol. 1, n° 1, p. 43-44.

ROBERTSON R. (1970). - Review of the predators and parasits of stony corals, with special reference to symbiotic Prosobranch Gastropods. Pacific Science, vol. 24, n° 1, p. 43-54.

RODRIGUEZ G. (1959). - The marine communities of Margarita Islands, Venezuela. Bull. Mar. Sci. Gulf and Carribean, vol. 9, n° 3, p. 237-280.

ROGER J. (1944). - Essai d'interprétation d'une forme curieuse de Flabellum du Pliocène ancien de Dar bel Hamri (Maroc). Bull. Mus. Nat. Hist. nat., sér. 2, t. XVI, n° 4, p. 245-254, 5 fig., 2 pl.

RUTTEN M. G. et JANSONIUS J. (1956). - The jurassic reefs of the Yonne (Southeastern Paris Basin). Amer. Jour. Sci., vol. 254, p. 363-371.

SALVAT B. (1967). - Importance de la faune malacologique dans les atolls polynésiens. Cahiers du Pacifique, n° 11, p. 7-49.

SALVAT B. (1969). - Dominance biologique de quelques Mollusques dans les atolls fermés (Tuamotu, Polynésie). Phénomène récent, conséquences actuelles. Malacologia vol. 9, n° 1, p. 187-189.

SALVAT B. (1970 a). - Etudes quantitatives sur les Mollusques récifaux de l'atoll de Fangataufa (Tuamotu, Polynésie). Cahiers du Pacifique, n° 14, p. 1-58.

SALVAT B. (1970 b). - Les Mollusques des "récifs d'îlots" du récif barrière des Iles Gambier (Polynésie). Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., sér. 2, t. 42, n° 3, p. 525-542.

SALVAT B. (1970 c). - Biogéographie malacologique de la Polynésie à la lumière des récentes recherches sur l'histoire géologique des îles hautes et des atolls de cette région. IIè Conv. Malacol. Ital., 2 p.

SALVAT B. (1971 a). - Evaluation quantitative totale de la faune benthique de la bordure lagunaire d'un atoll de Polynésie française. C. R. Acad. Sci., Paris, t. 272, p. 211-214.

SALVAT B. (1971 b). - Les lagons d'atolls polynésiens. Richesse actuelle. Possibilités d'exploitation. Perspectives d'aquaculture. Colloque International sur l'exploitation des Océans, Bordeaux, mars 1971. Thème II, t. 1, G. 2-13, p. 1-13.

SALVAT B. (1971 c). - Données bionomiques sur les peuplements benthiques à prédominance de Mollusques d'un lagon d'atoll fermé polynésien. Haliotis, vol. 1, n° 1, p. 45-46.

SALVAT B. (1971 d). - Mollusques lagunaires et récifaux de l'île de Raevavae (Australes, Polynésie). Malacological Review, (29 p. DACTYL. sous presse).

SALVAT B. et RENAUD MORNANT J. (1969). - Etude écologique du macrobenthos et du meïobenthos d'un fond sableux du lagon de Mururoa (Tuamotu, Polynésie). Cahiers du Pacifique, n° 13, p. 159 -179.

SCHLANGER S. O. (1963). - Subsurface geology of Eniwetok Atoll. U. S. Geol. Surv. profess. Paper, n° 260 B-B, p. 991-1066, pl. 282-288.

SEURAT L. G. (1903). - Observations sur la structure, la faune et la flore de l'île Marutea du Sud. (Archipel des Tuamotu). Papeete, 18 p.

SEURAT L. G. (1934). - La faune et le peuplement de la Polynésie française. Mém. Soc. Biogéogr., vol. IV, p. 41-74.

SMITH E. A. (1903). - Marine Mollusca. In The faune and geography of the Maldive and Laccadive Archipelagos (Cambridge Univ. Press), vol. II, part. II, p. 589-630, pl. XXXV, XXXVI.

SMITH F. G. W. (1948). - Atlantic reef corals. Miami, 112 p., 41 pl.

STEPHENSON T.A. et A., TANDY G., PENCER S. et SPENGLER M. (1931).- The structure and ecology of Low Isles and other reefs. Sci. Rep. Great Barrier Reef Exped. (1928-1929) vol. III, n° 2, p. 17-112, pl. I-XXVI.

STEPHENSON T. A. et STEPHENSON A. (1950). - Life between tide marks in North America. I, the Florida keys. Journal of Ecology, vol. 38, n° 2, p. 354-402, pl. IX-XV.

STORR J. F. (1955). - Ecology and oceanography of the coral-reef tract, Abaco Island, Bahamas. Geol. Soc. Amer. Spec. Paper, n° 79, 98 p.

TAYLOR D. L. (1969). - On the regulation and maintenance of algal numbers in Zooxanthellae Coelenterate symbiosis, with a note on the nutritional relationship in Anemonia sulcata. Journ. Mar. Biol. Assoc. Unit. Kingdom, vol. 49, n° 4, p. 1057-1066.

TAYLOR J. D. (1968). - Coral reef and associated invertebrate communities (mainly Molluscan) around Mahé, Seychelles. Phil. Trans. Roy. Soc., sér. B, n° 254, p. 129-206.

TAYLOR J. D. et LEWIS M. S. (1970). - The flora, fauna and sediments of the marine grass beds of Mahé,

Seychelles. Journ. Nat. Hist., vol. 4, p. 199-220.

TERMIER H. et TERMIER G. (1952). - Histoire géologique de la biosphère. Masson éd., 721 p., 36 cartes, 8 lith., 117 fig.

TERMIER H. et TERMIER G. (1968). - Biologie et écologie des premiers fossiles. Masson éd., 214 p., 20 fig.

THOMASSIN B. (1969 a). - Peuplements de deux biotopes de sables coralliens sur le grand récif de Tuléar, Sud-Ouest de Madagascar. Rec. Trav. Stat. Marit. Endoume, fasc. hors sér., suppl. n° 9, p. 59-133

THOMASSIN B. (1969 b). - Les biotopes de sable corallien dérivant des appareils récifaux de la région de Tuléar (S. W. de Madagascar).
Mar. Biol. Ass. India (sous presse). Symposium on corals and coral reefs. Mandapam camp India, Abstract 1969, p. 18.

TRACEY J. I., CLOUD P. E. et EMERY K. O. (1955). - Conspicuous features of organic reefs. Atoll Res. Bull., n° 46, p. 1-3, 2 pl.

TWENHOFEL W. H. (1950). - Coral and other organic reefs in geologic column. Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., vol. 34, p. 182-202, 2 fig.

VAUGHAN T. W. (1911). - Physical conditions under paleozoic coral reefs were formed. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 22, p. 238-252.

VAUGHAN T. W. (1919). - Fossil corals from Central America, Cuba and Porto-Rico, with an account of the american Tertiary, Pleistocene and Recent coral reefs. Bull. U. S. Nation. Museum, n° 103, p. 189-524, 25 fig., pl. 68-152.

VICENTE N. (1966). - Contribution à l'étude des Gastéropodes Opistobranches de la région de Tuléar. Rec. Trav. Stat. Marit. Endoume, suppl. n° 5 (3), p. 87-131, 24 pl.

VOSS G. L. et VOSS N. A. (1955). - An ecological survey of Soldier Key, Biscaye Bay, Florida. Bull. Mar. Sci. Gulf and Carribean, vol. 5, (n° 3), p. 203-229.

WELLS J. W. (1952). - Note on mississipian and permian reef suites. Journ. Geol., vol. 60, n° 1, p. 97, 98, 1 fig.

WELLS J. W. (1956). - Scleractinia. In R. C. Moore, Treatise on Invertebrate Paleontology, part F, p. 328-444.

WELLS J. W. (1957). - Corals. Paleozoic, Mesozoic and Cenozoic. In H. S. Ladd, Treatise on marine ecology and paleocology. Geol. Soc. Amer., vol. 67, n° 2, p. 773-782.

WIENS H. J. (1962). - Atoll environment and ecology. Yale Univ. Press, 532 p., 93 fig., 88 pl.

YONGE C. M. (1967). - Observations on Pedum spondyloïdeum (Chemnitz) Gmelin, a scallop associated with reef building corals. Proc. Malac. Soc. London, vol. 37, p. 311-323.

YONGE C. M. et NICHOLLS A. G. (1931 a). - Studies on the physiology of corals. IV, the structure, distribution and physiology of the Zooxanthellae. Sci. Rep. Great Barrier Reef Exped. (1928-1929), vol. I, n° 6, p. 135-175, pl. I, II.

YONGE C. M. et NICHOLLS A. G. (1931 b). - Studies on the physiology of corals. V, the effect of starvation in light and in darkness on the relationship between corals and Zooxanthellae.. Sci. Rep. Great Barrier Reef Exped. (1928-1929), vol. I, n° 7, p. 177-211 pl. I-III.

Table des matières

Erratum

P.65, paragr.4, 6ème ligne : au lieu de "l'intérêt de paragraphe", lire "l'intérêt du paragraphe".

P.69, dernier paragr., ligne 1 : lire "la figure 2".

P.71, paragr.4, 9ème ligne : lire "(voir fig.1)".

P.90, paragr.2, ligne 16 : lire "178 *Tridacnidae* (6Sp.)" au lieu de "178 *Tridacna maxima*".

P.101, table des matières, 7ème ligne : lire "1º - le substrat dur récifal".

Légende de la planche I

Fig. 1 - *Drupa morum* et *Strigatella litterata* à la surface inférieure d'un bloc corallien échoué sur un platier. Atoll de Fangataufa, Tuamotu.

Fig. 2 - *Turbo setosus* sur la crête algale d'un récif extérieur. Atoll de Fangataufa, Tuamotu.

Fig. 3 - *Vermetus maximus* dont les tubes calcaires, d'une vingtaine de centimètres de longueur, sont soudés à la dalle corallienne d'un platier externe mort. Récif barrière des Gambier, Tuamotu.

Fig. 4 - *Arca ventricosa* logés dans du corail mort sur lequel se sont implantés quelques *Acropora* et *Dendrophyllia.* Lagon de l'atoll de Fangataufa, Tuamotu.

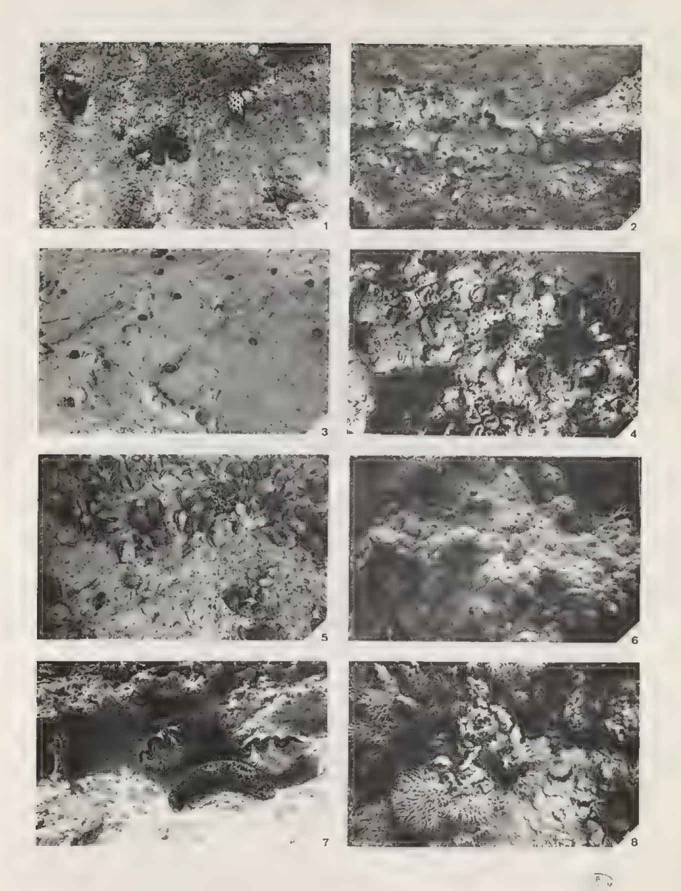
Fig. 5 - *Pinctada maculata* dont le byssus est attaché à des débris coralliens ou coquilliers grossiers reposant sur un fond sableux. Lagon de l'atoll de Fangataufa, Tuamotu.

Fig. 6 - *Chama imbricata* dont la valve inférieure est solidement soudée au substrat. A l'arrière plan, quelques colonies d'*Acropora.* Atoll de Mururoa, Tuamotu.

Fig. 7 - *Tridacna maxima* voisinant avec *Echinothrix diadema* et, au premier plan, *Halodeima atra.* Individus reposant sur une dalle de corail mort, sous 1 m d'eau, en arrière du récif extérieur. Atoll de Vahitahi, Tuamotu.

Fig. 8 - *Tridacna maxima* en très forte densité de peuplement, au milieu d'*Acropora,* dans un lagon d'atoll fermé. Atoll de Vahitahi, Tuamotu.

(Clichés B. Salvat)


1
2
3
4
5
6
7
8



Haliotis, vol. 1, n° 2, p. 105-125, (1971).

ECOLOGIE & PALEOECOLOGIE DES BIVALVES MARINS

DES SEDIMENTS MEUBLES

par C. Babin [a] & *M. Glemarec* [b]

Introduction

L'une des préoccupations majeures du paléontologiste est de comprendre comment vécurent les organismes qu'il étudie ; cela pour deux raisons essentielles : reconstitution des environnements successifs -aspect historique de la géologie-, compréhension de l'évolution du monde vivant, celle-ci étant évidemment directement liée au milieu.

Pour ces esquisses paléoécologiques, les Bivalves paraissent constituer un matériel de choix et sont de plus en plus fréquemment sollicités ; cela pour deux causes principales :

- la présence d'une coquille et l'abondance des individus leur assurent généralement une intéressante fossilisation ;

- l'appartenance des Bivalves au benthos (ce qui facilite également leur fossilisation) en fait surtout les éléments des unités de peuplements modernes les mieux connues car, comme l'indiquait J. M. Peres (1965), les unités de peuplement du domaine pélagique actuel restent mal caractérisées par rapport à celle du domaine benthique

Cette dernière remarque nous introduit immédiatement à un problème essentiel dont on peut discuter à perte de vue et qui est celui de la valeur des méthodes actualistes en paléoécologie. Il va de soi, et il a été souvent répété désormais, qu'il sera d'autant plus facile de comparer les communautés fossiles avec les actuelles que l'on aura à faire à des faunes plus récentes. Si l'on peut appliquer assez aisément les conclusions des néoécologistes aux faunes du Pléistocène et à celles du Cénozoïque, il convient d'être plus prudent dans les interprétations des faunes mésozoïques et très méfiant pour celles du Paléozoïque. Il reste néanmoins que la connaissance des facteurs régissant la répartition des peuplements actuels reste la base la plus solide pour aborder objectivement les études paléoécologiques ; nous pouvons faire nôtre sans trop de réserves l'assertion de J. M. Peres (1965) selon laquelle "La recherche de ces homologies est pourtant la seule (peut-être préférerions-nous "la principale") voie dont nous disposions pour essayer de concevoir les conditions de milieu dans lesquelles vivait un peuplement ancien".

a) Laboratoire de Paléontologie. Faculté des Sciences de Brest.
b) Laboratoire de Zoobiologie. Faculté des Sciences de Brest.

On voit donc qu'il est hautement souhaitable que soient de plus en plus fréquemment confrontées les idées des néoécologistes et des paléoécologistes si l'on désire que la paléoécologie sorte des travaux purement spéculatifs et philosophiques.

A - NEOECOLOGIE

I - Autoécologie. Facteurs écologiques régissant la répartition des espèces

Toute étude écologique doit s'intéresser en premier lieu aux facteurs de base que sont les facteurs physiques du milieu : sédiment, température, salinité ... Toute étude analytique dans ce domaine doit s'efforcer d'isoler et de hiérarchiser l'action de ces facteurs.

En milieu marin, c'est-à-dire sténohalin, le facteur de base est édaphique, c'est la granulométrie, qui traduit l'essentiel des actions hydrodynamiques subies par le substrat. La granulométrie se traduit tout d'abord par les pourcentages des trois fractions : graviers, sables et pélites (1). Exprimés par des diagrammes triangulaires sur lesquels apparaissent des frontières naturelles, ils permettent dans un ensemble écologique de distinguer des espèces sabulicoles à plus de 70 % de sable, des espèces vasicoles à plus de 30 % de pélites, des espèces gravellicoles à plus de 30 % de graviers (fig. 1). D'autres catégories apparaissent ; par contre, certaines espèces seront ubiquistes.

Dans une deuxième étape, il est possible grâce à l'examen de la médiane de dissocier les sabulicoles en sabulicoles fines et grossières. Pour les autres catégories, la médiane n'est d'aucune utilité. En se limitant à ces deux critères granulométriques, il est donc aisé de mettre en évidence des groupes dimensionnels.

Sur l'ensemble d'un plateau continental, par exemple, il est rare que règne un même climat hydrologique. L'étude des variations de la température au niveau du benthos traduit l'essentiel du climat hydrologique d'une région, hydrodynamisme inclus. Il existe au maximum trois climats ou milieux climatiques :

- le milieu profond, quasi homotherme, auquel fait suite en profondeur l'étage bathyal ; c'est le circalittoral du large,

- le milieu moyen, de variation saisonnière importante mais lente, ou circalittoral côtier,

- le milieu supérieur, de variation importante et brutale, saisonnière et journalière. C'est le milieu infralittoral dont le milieu intertidal n'est que l'exagération (du moins pour l'endofaune).

Les espèces sténothermes ou eurythermes mais d'affinité plus septentrionale se cantonnent au milieu profond. Les autres espèces gagneront d'autant mieux les milieux moins profonds qu'elles seront plus eurythermes. Un stock dimensionnel défini précédemment, les sabulicoles par exemple, pourra donc se diviser en trois sous-groupes climatiques.

Ces milieux climatiques correspondent en fait aux étages de l'école méditerranéenne (dont nous reprenons d'ailleurs la terminologie) mais leur définition n'est plus uniquement bathymétrique ; la distance par rapport à la côte peut jouer ainsi que le brassage hydrodynamique plus ou moins entravé par des barrières topographiques.

La profondeur n'est donc pas un facteur qui contrôle directement la distribution des es-

---

(1) - Eléments de taille inférieure à 50 μ .

pèces. Elle doit toujours être reliée à des variables du milieu : la nature du substrat, les variations de température, les variations de salinité.

En ce qui concerne la salinité, les variations jouent en effet à très faible profondeur dans les estuaires, ou plus profondément dans les lochs et les fjords. Toutes les espèces infralittorales étant nécessairement très tolérantes vis-à-vis des conditions du milieu, l'action du facteur salinité n'est sensible que dans ces régions où les variations sont importantes. Tel est le cas des Scrobicularia et Macoma cantonnées à ces aires.

Le défaut d'oxygène est un facteur important dans les eaux infralittorales, notamment au niveau des sédiments vaseux. Ce sont des espèces déjà très souples, très eurythermes et euryhalines comme Nucula turgida et Abra nitida qui tolèrent le mieux ces conditions euxiniques avec présence d'hydrogène sulfuré. De même Abra ovata et Loripes lucinalis dans les herbiers très envasés.

Si l'on s'en tient au milieu strictement marin, chaque genre différencie ses espèces en fonction des deux facteurs granulométrie et température. Les Tellines s'ordonnent ainsi au Sud de la Bretagne :

Tellina tenuis : sables fins infralittoraux
Tellina fabula : sables peu envasés infralittoraux
Tellina serrata : sables envasés côtiers
Tellina pygmaea : sables moyens et grossiers côtiers
Tellina crassa : graviers côtiers
Tellina donacina : graviers sales côtiers
Tellina balaustina : graviers sales du large

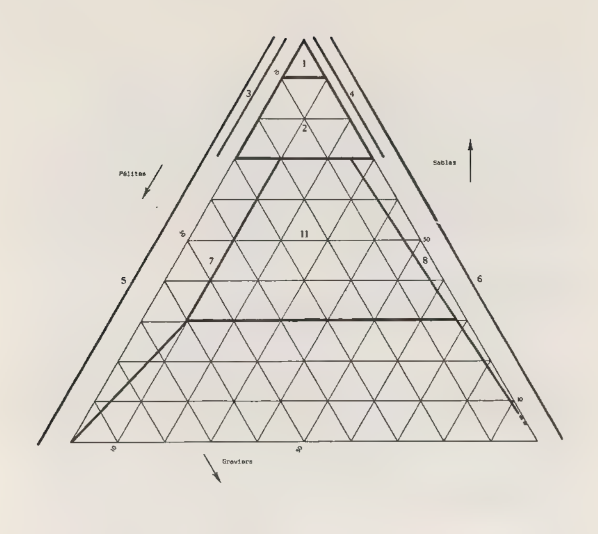
Les Nucules :

Nucula turgida : vases infralittorales
Nucula hanleyi : sables grossiers côtiers
Nucula nucleus : sédiments mixtes infralittoraux et côtiers
Nucula sulcata : vases du large
Nucula tenuis : vases bathyales.

II - Synécologie - Phénomène de compétition

Ce phénomène de compétition est un facteur de nature synécologique et il est judicieux d'en parler ici avant d'examiner la composition des peuplements. L'aire de répartition granulométrique d'une espèce qui apparaît sur un diagramme triangulaire n'est jamais que l'aire potentielle de l'espèce, voire même l'aire de survie. C'est la compétition entre espèces à exigences granulométriques similaires, qui fait que les espèces se cantonnent à une aire plus restreinte ou aire effective. Ce terme est préférable à celui d'aire préférante, car une espèce n'est jamais seule ; son implantation est toujours fonction de l'intéraction entre espèces.

Dans ce même ordre d'idées, peut-on dire que les espèces saumâtres affectionnent ces milieux ? Dans la plupart des cas ne sont-elles pas tout simplement des espèces plus tolérantes que les autres qui s'installent dans ces conditions difficiles et y prospèrent du fait d'une compétition moindre ? Dans le cas des trois étages précédemment définis, il est bien certain que les espèces des étages supérieurs peuvent toujours vivre dans des conditions climatiques plus stables, c'est-à-dire plus profondément. Ces espèces n'y sont jamais cependant très florissantes car toujours dominées par les espèces qui étaient implantées depuis longtemps. On rejoint néanmoins par là l'histoire de la colonisation des milieux profonds. Ceci nous rappelle aussi les espèces opportunistes qui explosent littéralement en s'infiltrant dans des peuplements où les ressources sont sous-exploitées, ce qui est rarement le cas.



1 Sabulicole stricte
2 Sabulicole tolérante
3 Sabulicole sale
4 Sabulicole propre
5 Sabulicole-vasicole
6 Sabulicole-gravellicole
7 Vasicole
8 Gravellicole
9 Sabulicole et Vasicole
10 Sabulicole et Gravellicole
11 Mixticole

12 Sabulicole-mixticole
13 Vasicole-mixticole
14 Gravellicole-mixticole
15 Sabulicole-mixticole-vasicole
16 Sabulicole-mixticole-gravellicole
17 Sabulicole-vasicole-gravellicole-mixticole
ou ubiquiste

Fig. 1 - Répartition des espèces d'un ensemble écologique en fonction de la granulométrie du substratum.

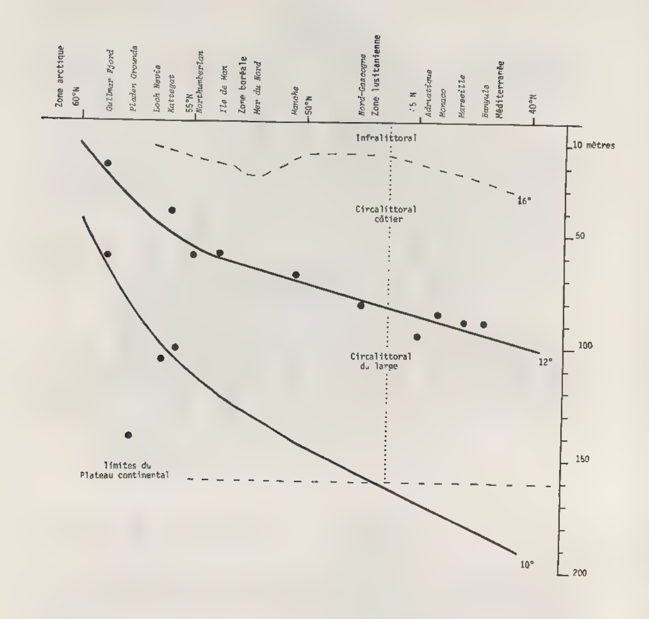


Fig. 2 - Position bathymétrique des limites d'"étages" en fonction de la latitude.

III - Composition des communautés

Les facteurs du milieu se trouvant ainsi dissociés et le facteur compétition bien mis en évidence, il devient possible d'essayer de comprendre la composition des communautés.

Une communauté sur sable envasé réunira des espèces sabulicoles et des espèces vasicoles, c'est-à-dire en fait plusieurs stocks granulométriques ; il se trouve que ce sont les mieux représentés, les communautés sur sables envasés sont donc les plus riches qualitativement, ceci dans chaque étage. De plus, ce sont les sables envasés profonds qui sont les plus riches puisqu'ils réunissent les espèces sténothermes et celles eurythermes des étages moins profonds.

La plus grande diversité -on parle de forte densité lorsque le peuplement est riche en espèces- apparaît donc dans le milieu le plus profond du système littoral. Je rejoins par là les toutes récentes études de H. L. Sanders sur la diversité. Il montre, à une toute autre échelle, que la diversité est d'autant plus élevée que les conditions physiques sont constantes et uniformes. Elle croît par exemple avec la profondeur croissante et avec l'amplitude thermique saisonnière décroissante.

Dans les milieux physiquement homogènes et stables, il n'y a donc que les facteurs biotiques pour restreindre le nombre des espèces. Dans l'infralittoral ou dans les autres milieux aux conditions extrêmes, la diversité est très faible (ex. vases infralittorales, milieux saumâtres, plages de sable fin soumises au déferlage et où abondent les Donax). Par contre, les bas de plage de sable fins sont très riches en Bivalves, c'est le lieu de prédilection des Solenidae, Mactridae, Cardiidae, Venerupsis, Dosinia ... tous Eulamellibranches suspensivores. Ceux-ci dominent également dans les graviers, mais plus on ira vers des sédiments envasés, plus les "deposit-feeders" prendront de l'importance. Tellina tenuis dans les sables fins infralittoraux est l'indice d'éléments pélitiques, ce qui s'accentue avec l'apparition de Tellina fabula. Les vases seront le domaine d'élection de certaines Lucinidae, Thyaviridae ...

Il est difficile de généraliser de façon outrancière cette loi car, dans les sédiments "moyens", il y aura autant de suspensivores que de "deposit-feeders". Dans cet ordre d'idée, il est intéressant de noter qu'en fonction de la compétition, deux espèces de même régime alimentaire appartenant en quelque sorte à la même niche éthologique s'excluront plus facilement que deux espèces différentes à cet égard.

Il n'y aura pas deux Tellines dans un même sédiment mais plutôt une Telline et une Venus c'est-à-dire une suspensivore et un deposit-feeder :

Tellina tenuis et Venus gallina dans les sables fins infralittoraux ;
Tellina crassa et Venus fasciata dans les graviers côtiers ;
Tellina donacina et Venus ovata dans les graviers sales côtiers ;
Tellina balaustina et Venus casina dans les graviers sales du large.

S'il n'y a pas une espèce de chaque genre dans chaque étage par type de sédiment, il y a au moins une espèce de chaque niche éthologique. Notons que les peuplements des sables fins infralittoraux outrepassent cette règle car ces sédiments représentent le lieu de prédilection des Eulamellibranches.

IV - Zoogéographie

Si dans une région donnée un genre diversifie ses espèces selon la granulométrie, on peut s'attendre dans une autre région à observer une série parallèle. Macoma calcarea en mer arctique est remplacée par Macoma balthica ; en mer boréale, Gomphina flexuosa par Venus gallica. On retrouve ainsi des communautés parallèles édifiées à partir d'espèces vicariantes.

Les facteurs climatiques jouent également. En vertu d'une correction écologique, la "submergence tropicale", les espèces littorales dans les basses latitudes sont profondes près de l'équateur. Une communauté bathyale près des tropiques sera circalittorale du large en zone lusitanienne et côtière en mer boréale (fig. 2). Plus on va vers l'équateur, plus l'amplitude entre les températures des eaux infralittorales et celles des eaux du large est grande, plus les étages sont aisés à distinguer. En mer boréale c'est déjà plus difficile qu'en mer lusitanienne. En mer arctique, il n'y a plus guère de différence et thermiquement, seul un étage subsiste de 0 à 300 mètres environ.

Tout cela incite à la prudence lorsque l'on veut généraliser les lois qui contrôlent la répartition écologique des Bivalves.

B - PALEOECOLOGIE

Les quelques réflexions qui suivent sur certains aspects de l'écologie des Bivalves fossiles des sédiments initialement meubles ne prétendent pas à l'exhaustivité ; elles restent extrêmement schématisées et beaucoup d'autres choses sont à dire. Elles se proposent de confronter quelques résultats auxquels sont parvenus divers auteurs et plus particulièrement l'un de nous (M. G.) en néoécologie avec diverses interprétations paléoécologiques, mais nous devons au préalable évoquer des difficultés particulières à la paléoécologie.

I - Communautés et symmigies

En préalable à toute analyse paléoécologique, il ne sera jamais assez répété que le paléoécologiste doit s'efforcer de détecter les éléments autochtones et allochtones dans les ensembles qu'il étudie. Constatons tout d'abord que le néoécologiste peut être lui-même amené à critiquer en ce sens ses récoltes. Un exemple en est fourni par les travaux de l'un de nous (M. G.) à propos de ses récoltes de Glycymeris glycymeris, Bivalve cité sur les côtes ligériennes dans les anciens travaux. Au large de l'estuaire de la Loire, en effet, sur des fonds de gravelles situés vers 40 m de profondeur, les chaluts peuvent se remplir de grandes quantités de coquilles appelées "gargattes". Ces coquilles, grandes, émoussées, appartiennent à la forme inflata (Borson) de Glycymeris glycymeris (dét. A. Chavan). Elles sont voisines d'une forme du Pliocène et aucun individu vivant n'a jamais été récolté.

La forme actuelle de Glycymeris glycymeris en diffère morphologiquement et constitue des bancs sur des accumulations de sable grossier dans des régions où les courants de particules en sus-

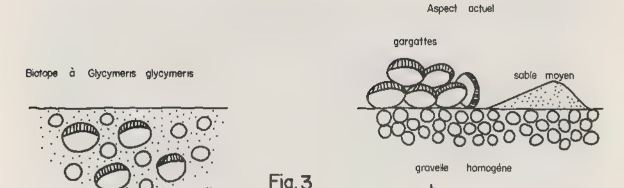


Fig. 3 - Schéma explicatif de l'hypothèse de la constitution des gargattes.

pension sont importants, dans l'Iroise notamment et, plus particulièrement, aux abords de la chaussée de Sein. Ils sont, par contre, absents de la région ligérienne. La datation au 14C confirme l'ancienneté de ces gargattes (4 400 ans avant notre ère). Ces accumulations de coquilles ont donc une signification paléoécologique et l'on peut tenter de préciser ce qu'elles représentent. Plutôt que de faire appel à un transport lointain, on peut penser que ces coquilles sont dégagées du sédiment puis accumulées presque sur place en essaims. L'extinction de cette forme en zone ligérienne peut recevoir deux explications :

- forme froide disparue lors du réchauffement des eaux (cf. aussi le cas d'Arctica islandica) ;

- modification du sédiment (édaphotope). La gravelle d'où les gargattes sont dégagées est beaucoup plus grossière et dépourvue de sable interstitiel que ne l'est le sédiment peuplé par les Glycymeris actuels. Sous l'action hydrodynamique, le sable incorporé à la gravelle originelle s'est rassemblé en accumulations dunaires, constituant aujourd'hui un biotope de sable moyen à Abra prismatica. Les Glycymeris sont mortes sur place puis leurs coquilles, extirpées du sédiment, se sont rassemblées (fig. 3).

Cette disgression sur un cas particulier actuel souligne particulièrement les difficultés que peut rencontrer le paléoécologiste devant la fossilisation de tels peuplements qui se sont rapidement modifiés dans le temps ; ici, par exemple, Glycymeris glycymeris et Abra prismatica sont susceptibles d'être fossilisés côte à côte. Seule une parfaite reconnaissance des qualités de l'édaphotope favorable pourrait lui permettre de faire cette distinction.

Quoiqu'il en soit, on voit qu'il est nécessaire de rechercher à distinguer ce qui, parmi les peuplements fossilisés, correspond à de réelles associations de ce qui résulte d'accumulations fortuites post-mortem. Avant d'examiner les critères utilisables dans cette distinction, il convient de souligner qu'il règne -comme souvent en écologie d'ailleurs- une certaine confusion dans les termes utilisés eux-mêmes. On a longtemps employé, par opposition à la biocénose définie par Moebius dès 1877, le terme de thanatocénose pour désigner des accumulations d'espèces fossiles réalisées après leur mort. Notons tout d'abord qu'une longue controverse a opposé les écologistes eux-mêmes sur l'emploi de biocénose ou de communauté pour désigner semble-t-il, le plus souvent, le même concept. A la suite de récentes définitions (Duvigneaud in Lamotte & Bourlière, 1967) l'un de nous (M. G.) a adopté dans son travail (1969) le terme de communauté pour désigner les unités de peuplement macrobenthiques qu'il étudia. Dans cette conception, en effet, la communauté représente un ensemble

de populations diverses entremêlées (donc un mélange d'individus d'espèces différentes) réagissant de façon identique aux mêmes facteurs écologiques ; une biocénose correspond à l'ensemble des phytocénoses, zoocénoses, micro-biocénoses et mycocénoses colonisant un endroit déterminé. Si ces définitions sont adoptées, la paléoécologie ne pourra prétendre à la reconstitution de biocénoses puisqu'une grande partie des organismes et microorganismes ne sont pas fossilisables mais elle approchera plutôt de la reconstitution de certaines communautés. Quant à la notion de thanatocénose, elle prête également à confusion puisque ce terme signifie étymologiquement "communauté (ou société) morte" ce qui paraît impliquer des relations biotiques réelles entre les éléments de la thanatocénose. Les auteurs anglo-saxons ont depuis longtemps dénoncé cette ambiguité et ont proposé de le remplacer par "assemblage fossile". Cette terminologie nous paraît également rester ambigue car certains écologistes désignent par "assemblage" (ce qui nous semble d'ailleurs un mauvais terme) les communautés actuelles ; "fossil assemblage" suggère alors à nouveau qu'il s'agit de réelles communautés fossilisées in situ. En 1963, G. Y. Craig & A. Hallam ont résumé (fig. 4) leurs propres conceptions dans lesquelles la thanatocénose devient un "death assemblage" ; cette dernière locution ne nous paraît pas plus heureuse pour les mêmes raisons que précédemment. L'un de nous (C. B.) a donc récemment proposé (1) d'utiliser, pour éclaircir définitivement cette irritante question de terminologie, un nouveau terme, symmigie (de symmig : mêlés ensemble) pour désigner les accumulations post-mortem, les autres associations pouvant simplement être dénommées communautés fossiles.

L'établissement des critères de distinction des communautés et des symmigies constitue évidemment une pierre angulaire du travail du paléoécologiste. Les recherches concernant l'établissement de ces critères ont été souvent menées à l'aide de Bivalves ou de Brachiopodes. Il convient de noter au passage que ces recherches et ces expériences, y compris sur les peuplements actuels, ont été généralement l'oeuvre des paléontologistes (Boucot, Johnson, Craig, Hallam, etc ...) ce qui montre bien l'importance que ceux-ci doivent attacher à ce problème.

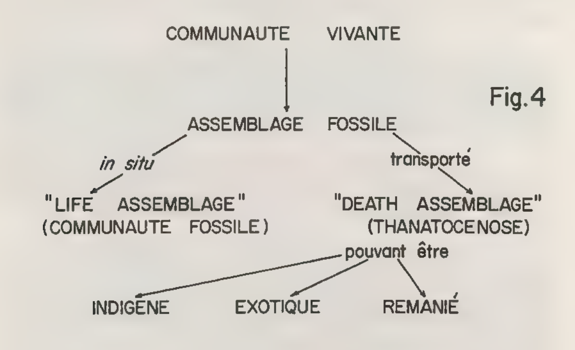


Fig. 4 - Terminologie utilisée par Craig & Hallam pour désigner les divers aspects des associations biologiques.

---

(1) - "Eléments de Paléontologie". Coll. U. Armand Colin. Paris. Sous presse (parution fin 1970).

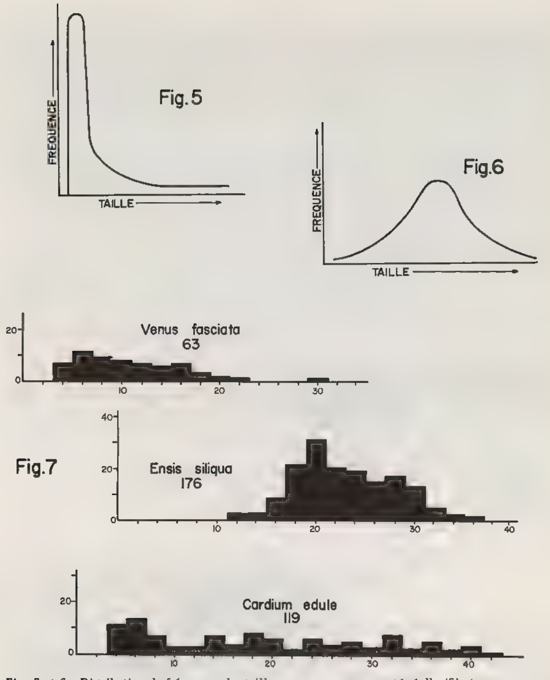


Fig. 5 et 6 - Distribution de fréquence des tailles pour une communauté réelle (5) et pour une symmigie (6) dans la conception de Boucot.

Fig. 7 - Histogrammes de fréquence des tailles pour différentes espèces d'une accumulation post-mortem sur une plage actuelle (d'après Hallam).

Dans une contribution classique à cette question, A. J. Boucot (1953) croit pouvoir démontrer qu'un des principaux moyens discriminants des communautés réelles et des symmigies est fourni par l'analyse de la fréquence des tailles. Selon cet auteur, les histogrammes des communautés sont caractérisés par un maximum aigu près de l'origine (fig. 5), ceux des symmigies s'approchant au contraire de la forme en cloche (fig. 6). J. A. Fagerstrom (1964) adopte ce point de vue. Cependant, G. Y. Craig & A. Hallam (1963) puis à nouveau A. Hallam (1967), ont constaté ces assertions à partir d'observations précises. Utilisant Cardium edule, G. Y. Craig & A. Hallam ont montré, par exemple,

que les histogrammes de fréquence de taille sont presque toujours symétriques (fig. 7). Les courbes proposées par A. J. Boucot reposaient, en réalité, sur le postulat que la mortalité est beaucoup plus élevée pour les jeunes individus ; mais cela est inexact à partir du moment où les individus sont devenus benthoniques, c'est-à-dire justement à partir du moment où ils sont fossilisables. L'examen par A. Hallam (1967) des coquilles d'une plage actuelle d'Ecosse (Gosford Bay) montre de même que cette accumulation post-mortem n'est le plus souvent nullement caractérisée par une forme en cloche des histogrammes de fréquence de tailles (fig. 7) ; il ne s'est donc pas produit un tri lors du transport ; la confrontation des histogrammes des différentes espèces montre d'ailleurs qu'il existe simultanément, dans la même accumulation, surtout des petites coquilles pour certaines espèces, surtout des grandes pour d'autres. Ce n'est donc pas une action de triage qui peut être prise en considération mais plutôt des taux de mortalité différant suivant les espèces. A. Hallam verse en outre au dossier une observation (Lever & al. 1964) dans laquelle on constate que les grandes valves de Donax vittatus sont transportées plus rapidement que les petites, contrairement à toutes les présomptions théoriques . . . . .
Insistons, pour notre part, sur les observations de l'un de nous (M. G., 1969) concernant la distribution des populations de Spisula ovalis du circalittoral côtier où un dragage donné rapporte seulement des individus d'une même cohorte (= classe d'âge). Il serait évidemment erroné d'interpréter comme résultant d'un tri, la répartition de telles cohortes fossilisées. Quant à l'association des petites coquilles avec les sédiments très fins liés à des eaux calmes ou stagnantes, elle ne constitue pas davantage un argument en faveur du tri car ces petites formes correspondent, le plus souvent, à des adultes nanisés, la pauvreté en oxygène abaissant le métabolisme (Hallam, 1965) ; il semble d'ailleurs que de nom-

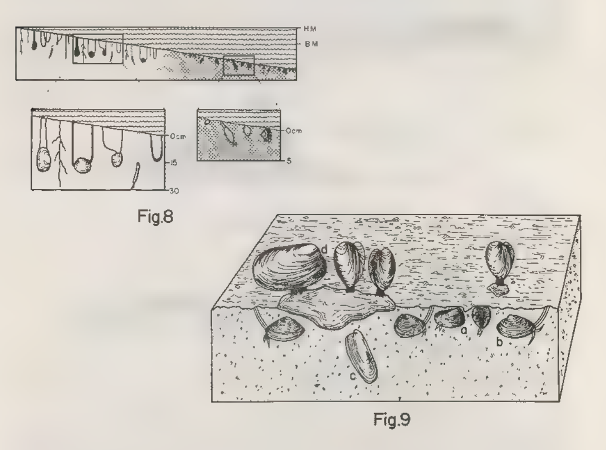


Fig. 8 - Bathymétrie et profondeur d'enfouissement des Bivalves en zone subtidale (d'après Mc Alester & Rhoads).

Fig. 9 - Reconstitution du mode de vie de Bivalves dévoniens (a, Nuculoidea ; b, Nuculites ; c, Prothyris ; d, Modiomorpha) sur fond meuble (d'après Mc Alester & Doumani).

breux petits Bivalves de ces sédiments noirs soient, en réalité, les éléments d'un épiplancton plutôt que ceux du benthos (Termier, 1956). Tel peut être interprété le cas des Pterochaenia des ampélites siluriennes, des Buchiola et Posidonia des faciès bitumineux famenniens en Bretagne (Babin, 1966). R. G. Johnson, qui a expérimenté en 1957 sur l'enfouissement des coquilles, a présenté des modèles théoriques pour analyser le mode de formation des peuplements qu'étudie le paléontologiste. En 1964, cet auteur examine, de façon critique, les 3 critères les plus utilisés en paléoécologie pour distinguer communautés fossiles et symmigies :

- preuves, sur le terrain, d'enfouissement in situ ; il est généralement difficile à démontrer qu'aucune forme allochtone ne se trouve dans un peuplement examiné,

- analogie taxinomique avec les communautés modernes ; cela ne peut guère s'appliquer qu'au Tertiaire. C'est d'après ce critère que J. M. Peres critique, par exemple, certaines associations fauniques présentées par R. F. Hekker pour le Paléogène du Ferghana (1963).

- reconnaissance de suites d'espèces analogues à celles observées dans les communautés modernes ; cette méthode est la plus intéressante et elle doit être exploitée quantitativement afin d'établir, pour chaque niveau stratigraphique donné, la fréquence des associations interspécifiques. Son application rationalisée sera donc un travail de longue haleine.

Les difficultés d'application de tous ces critères ressortent bien de l'analyse écologique des Mollusques pléistocènes de Marthas Vinevard (Massachusetts) réalisée par D. M. Raup & D. R. Lawrence (1963) puis critiquée par A. L. Mc Alester, I. G. Speden & M. A. Buzas (1964). Tandis que les premiers de ces auteurs croient ne pas pouvoir tirer de conclusion valable de l'association étudiée (Astarte castanea, Venericardia borealis, Spisula solidissima, etc ...), leurs contradicteurs démontrent, par un essai d'analyse quantitative, qu'il s'agit d'une symmigie dans laquelle seule Venericardia borealis paraît avoir vécu près du lieu de dépôt ; ils peuvent alors par analogie actualiste, tenter de reconstituer les principales caractéristiques de l'environnement correspondant.

Ajoutons, pour en terminer avec la distinction des communautés et des symmigies de Bivalves fouisseurs, qu'il pourrait être intéressant de tenter d'appliquer à cette discrimination les résultats obtenus par M. Glemarec montrant qu'il n'existe généralement pas deux espèces congénériques dans un même peuplement, chaque genre ayant, en quelque sorte, diversifié une espèce pour chaque milieu.

II - Analyse des facteurs écologiques dans l'étude des Bivalves fossiles

"Les facteurs écologiques interviennent comme terme explicatif primaire" (Glemarec, 1969) ; la démarche autécologique qui consiste à connaître les réactions des diverses espèces aux différents facteurs est donc fondamentale. En supposant résolu, de façon suffisamment satisfaisante, le problème de la reconnaissance des communautés fossiles, la paléoécologie des Bivalves se heurte ici à de nouvelles difficultés puisqu'elle ne peut pas connaître immédiatement toutes les qualités physicochimiques et biotiques du milieu à l'instar du néoécologiste. Il est néanmoins encourageant de constater que les facteurs édaphiques -c'est-à-dire les mieux conservés- paraissent déterminants. Nous examinerons ici les divers facteurs écologiques en relation avec les Bivalves fouisseurs avant de réserver un chapitre spécial à l'important problème de la bathymétrie.

1) - LES FACTEURS EDAPHIQUES

Il semble que la plupart des écologistes marins s'accordent pour admettre que les qualités du substrat constituent le facteur écologique fondamental. Comme le note E. G. Purdy (1964), les quelques auteurs qui ont attribué une importance plus grande à d'autres facteurs hydrographiques (température, salinité) sont ceux qui ont travaillé en milieux partiellement fermés (fjords, détroits, etc ...).

a - La granulométrie : M. Glemarec a montré qu'elle constitue, à son avis, le facteur édaphique déterminant dans la répartition des Bivalves fouisseurs. Ce fait paraît, a priori, extrêmement intéressant pour le paléoécologiste puisque la granulométrie d'un sédiment ancien peut toujours être assez aisément analysée. Il sera possible ainsi de répartir les espèces fossiles entre diverses catégories suivant leurs préférences granulométriques. On constatera aisément, par exemple dans l'Ordovicien armoricain, qu'il est des espèces sabulicoles comme Ctenodonta oehlerti et des espèces vasicoles telle Ctenodonta ciae. Des précisions plus grandes pourront être aisément apportées pour des formations post-paléozoïques. Mais l'établissement de ces préférences offrira, en définitive, un intérêt relativement limité en paléoécologie ; il pourra surtout être éventuellement utilisé pour soupçonner des symmigies. Il apparaît en outre, à la suite de l'analyse de M. Glemarec, qu'il sera toujours nécessaire de déterminer spécifiquement les Bivalves fouisseurs puisque les genres actuels (Tellina, Nucula, etc ...) offrent des espèces adaptées aux différentes granulométrie.

En définitive, les autres caractères de l'édaphotope paraissent fâcheusement aussi importants que la granulométrie pour le paléoécologiste. Leurs relations avec les faunes de Bivalves sontelles aussi claires ?

b - Teneur en matière organique : elle paraît constituer un important facteur pour l'installation et le développement des Bivalves fouisseurs. R. G. Bader (1954), H. L. Sanders (1956, 1958) ont montré que la matière organique du substrat constitue une source alimentaire essentielle pour les Bivalves dépositivores. Le contenu originel organique des sédiments n'est généralement pas conservé dans les formations anciennes mais il existe d'étroites corrélations entre la richesse en minéraux argileux et celle en matières organiques dans un sédiment. Il convient cependant de noter avec E. G. Purdy (1964) que ces relations sont parfois plus complexes que ne paraît l'impliquer cette assertion. Au-delà d'un certain pourcentage, qui semble inférieur à 50 %, la richesse en argile devient défavorable parce qu'elle rend difficile la circulation interstitielle donc ralentit la décomposition de la matière organique. Il y a ainsi une certaine relation dialectique entre la teneur en argile et la décomposition de la matière organique - qui trop poussée devient toxique- pour l'installation des Bivalves détritivores.

c - Perméabilité : l'affaiblissement de la perméabilité d'un sédiment a d'autres répercussions sur les organismes fouisseurs. E. G. Purdy rapporte les observations de Pratt & Cambel (1956) sur Mercenaria mercenaria. Ces auteurs ont constaté que cette espèce fouit moins profondément, en conservant une galerie mieux définie, dans les vases que dans les sables. Peut-être est-il possible d'entrevoir ici un domaine d'exploration original pour la palichnologie. Les individus des vases croissent, en outre, moins rapidement, ce qui serait le résultat d'une perte d'énergie et d'une réduction du temps consacré à la prise de nourriture car il leur faut se débarrasser, sous forme de pseudofèces, des particules argileuses qui encombrent constamment les surfaces ciliées collecteuses. On voit apparaître ici une nouvelle forme de relation entre texture du sédiment et taille des Bivalves qui peut n'être pas dénuée d'intérêt pour le paléoécologiste.

d - Mobilité du fond : selon E. G. Purdy (1964), l'instabilité des fonds sableux constituerait la raison essentielle de leur moindre richesse en individus et en espèces par rapport aux vases. Cette disproportion est notable dans les sédiments paléozoïques dont les grès livrent beaucoup moins de Bivalves que les schistes. Il est probable, néanmoins, que la conservation plus aisée des taphocénoses dans les schistes a accentué cette opposition entre les deux catégories de sédiments.

En définitive, après cette brève considération des facteurs édaphiques, on constate que c'est surtout par la confrontation de ses faunes de Bivalves avec la granulométrie que le paléoécologiste obtiendra un certain nombre de renseignements sur les exigences de celles-ci puisque les autres facteurs édaphiques apparaissent toujours plus ou moins directement liés à la granulométrie.

2) - LES FACTEURS CLIMATIQUES

a - Température : elle constitue un facteur essentiel dans la répartition des espèces puisque les formes sténothermes peupleront les parties externes du plateau continental et les zones plus profondes tandis que les Bivalves eurythermes se répartiront, suivant leur degré d'eurythermie, en eaux côtières aux variations thermiques modérées ou en eaux littorales aux variations abruptes. On voit ainsi que les variations thermiques sont d'ordre bathymétrique ; la définition des étages se trouve d'ailleurs être climatique. Il en résulte, pour le paléoécologiste, que la reconnaissance des caractères indicateurs de la température sont également ceux indicateurs de la bathymétrie. Nous considérerons plus précisément cette question en un chapitre particulier.

Les variations de température sont par ailleurs latitudinales, ce qui explique "la submergence tropicale", les Bivalves des eaux froides côtières boréales glissant à des profondeurs de plus en plus grandes, à la recherche de leurs préférences thermiques, vers les latitudes plus basses. Comment distinguer les eaux chaudes des eaux froides d'après la constitution des peuplements de Bivalves benthiques ? D'après H. L. Sanders (1968) l'assertion de G. Thorson (1957) selon laquelle l'endofaune est proportionnellement moins variée que l'épifaune en zone tropicale sera, au contraire, responsable d'une plus grande diversité spécifique que celle des zones boréales côtières.

b - Salinité : les variations de ce facteur ne peuvent guère être reconnues que pour les zones plus ou moins isolées de la haute mer à l'aide des Bivalves car ceux-ci, assez eurythermes, s'accomodent bien de variations modérées.

Lorsque la salinité s'abaisse notablement, les Bivalves sont communément nanisés mais il existe des exceptions à ce phénomène et certains genres, tel Scrobicularia ou Mya, atteignent leurs plus grandes dimensions dans des eaux fortement dessalées.

Certaines variations morphologiques des espèces euryhalines, telle Cardium edule , pourraient, selon D. Eisma (1965), permettre de déduire des gradients de salinité.

Les tolérances à la salinité des taxons actuels restent en réalité insuffisamment connues et toute extrapolation paléoécologique paraît hasardeuse, d'autant que quelques auteurs ont suggéré que les animaux marins anciens auraient été plus euryhalins que les actuels.

III - Bivalves et bathymétrie

La reconstitution des conditions bathymétriques est généralement essentielle pour les reconstitutions paléogéographiques. Certaines faunes de Bivalves (Ostréidés, Mytilidés) sont directement significatives mais dans quelle mesure les faunes de Bivalves des sédiments meubles peuvent-elles être utilisées à cet effet ? Les résultats exposés précédemment par M. Glemarec qui confirment les travaux d'autres auteurs, sont extrêmement décevants à cet égard pour le paléoécologiste : la profondeur ne constitue pas directement un facteur écologique pour les faunes de Bivalves, c'est essentiellement la température qui est le facteur limitant et ce fait rend compte du glissement bathymétrique des espèces froides depuis la zone arctique jusqu'aux régions subtropicales (Arca glacialis, etc ...., Thorson, 1957). Les caractères individuels ou fauniques qui varient avec la température seront donc ceux qui varieront aussi avec la profondeur. Les Bivalves benthoniques n'offrent, en réalité pratiquement pas de variations morphologiques liées à ces facteurs. On a parfois voulu démontrer des variations de taille liées à la température mais ces variations se font dans les deux sens et il n'existe pas de règle (Hallam, 1965).

Il semble, d'une façon générale, qu'il y ait une diminution de taille des coquilles avec l'abaissement thermique donc aussi avec l'approfondissement. Ce phénomène serait lié à la faible concentration en calcaire dissous dans les eaux froides, mais ce fait souffre de nombreuses exceptions : des formes sténothermes froides, comme Arctica islandica, acquièrent leurs plus grandes dimensions dans les milieux les plus froids qu'elles fréquentent. Hiatella arctica, eurytherme ubiquiste et polymorphe, étudiée par F. Strauch (1968), a des dimentions qui augmentent progressivement des régions tropicales aux régions arctiques, peut-être de façon indirecte en raison de la diminution du nombre des espèces en compétition ; quelles que soient les causes de cette variation, F. Strauch a pu utiliser celles-ci pour obtenir des renseignements paléothermiques concernant la période allant de l' Oligocène à l'Actuel.

L'amincissement de la coquille, également invoqué pour caractériser les eaux froides, est mis en défaut par les espèces sténothermes froides telle que Mya truncata var. uddevalensis. En zone abyssale, A. H. Clarke (1962) montre que les Bivalves constituent une importante fraction de la faune (35 %) avec prédominance des Protobranches (35 %). Cet auteur note, en outre, que ces Bivalves abyssaux sont généralement caractérisés par des coquilles petites, minces, lisses et blanches ; mais les formations abyssales anciennes n'existent pratiquement pas dans les couches géologiques et il serait certainement erroné d'interpréter ainsi le plus souvent les faunes de petits Protobranches que l'on connaît depuis les temps paléozoïques. Mais l'on voit que pour les faunes anciennes n'ayant pas de représentants actuels et dont les préférences sont ignorées, il reste hautement spéculatif de vouloir tirer des renseignements concernant la température ou la profondeur.

D'autres critères renseignant sur la bathymétrie peuvent être recherchés à propos de ces faunes. Citons, par exemple, la récente contribution de A. L. Mc Alester & D. C. Roads (1967), de nature éthologique ; en effet, les formes adaptées à un fouissage vertical profond sont communes seulement dans les sédiments intertidaux et subtidaux très peu profonds (Dosinia, Lutraria, Cumingia, Macoma, Solen, Ensis, Mya, Thracia, la plupart des Lucinidés). Cette adaptation à un fouissage profond pourrait correspondre à une certaine protection contre les rapides variations physico-chimiques de l'interface sédiment-eau de ces milieux littoraux. Beaucoup de ces genres ayant une assez longue extension temporelle, il sera loisible de les utiliser en paléoécologie. Les formes adaptées au fouissage superficiel prédominent dans les sédiments subtidaux plus profonds (fig. 8). Rappelons néanmoins que la granulométrie peut influer sur l'importance du fouissage (cf. plus haut les observations de Pratt & Campbell sur Mercenaria mercenaria). Confrontant ces données éthologiques avec les documents sédimentologiques indicateurs de bathymétrie, A. L. Mc Alester & D. C. Roads retrouvent une répartition analogue des Bivalves fouisseurs dans des formations siluriennes, dévoniennes et crétacées.

Ce pourra être, en définitive, l'examen de l'ensemble des communautés qui constituera le meilleur critère pour la profondeur. Ce sont les milieux stables qui ont les communautés les plus diversifiées (Sanders, 1968) En régions froides et tempérées, les eaux profondes présenteront donc la plus grande diversité, tandis que les communautés littorales, où l'environnement est caractérisé par d'amples variations physico-chimiques, restent spécifiquement beaucoup moins variées. Cependant , ici encore, la relation température-profondeur intervient normalement et les communautés des eaux littorales tropicales offrent des communautés très diversifiées, stables à l'image de celles des zones bathyales et abyssales. Certains éléments peuvent parfois être utilisés dans cette distinction de la stabilité des communautés. J. S. Levinton (1970) montre, par exemple, que l'envahissement des communautés par des espèces opportunistes (on reconnaitra ces espèces à divers critères dont l'auteur dresse la liste, en particulier brutale explosion numérique en une aire limitée) sera l'indice de milieux physiquement contrôlés, c'est-à-dire essentiellement de zone littorale en région tempérée ou froide. L'invasion périodique de la Fox Hills Formation du Maestrichtien du Dakota (Waage, 1968) par des essaims de Cucullaea pourrait ainsi s'interpréter. Notons encore que l'on pourrait tenter d'appliquer, par l'étude statistique, les remarques de H. L. Sanders (1968) concernant la relation de variabilité générique et des conditions de l'environnement. Les communautés dont les espèces sont peu spécialisées et offrent le plus de variations individuelles doivent caractériser des milieux instables, peu profonds.

Enfin, la confrontation des qualités du sédiment et de celles des communautés sera de la plus haute importance pour ces évaluations bathymétriques. Une prédominance de détritivores (Protobranches en particulier), liée habituellement à des sédiments fins, correspond souvent à des zones profondes ; cependant nous l'avons vu, dans ce cas, le facteur déterminant de la répartition est la granulométrie, non la bathymétrie et les exceptions seront nombreuses. Il importe donc avant tout pour les reconstitutions paléoécologiques à partir de ces faunes, d'avoir une vue d'ensemble du contexte paléogéographique. Il y a là une sorte de cercle vicieux dont nous ne possédons guère encore les clés de sortie puisque le paléogéographe attend souvent des données fondamentales de la part des recherches paléoécologiques.

CONCLUSIONS

A l'issue de ces quelques considérations, quels enseignements pouvons-nous tirer ? Il apparaît tout d'abord, et cela est une évidence, que le néo- et le paléoécologiste qui étudient le benthos n'abordent pas les problèmes de la même façon. En néoécologie, les compositions des peuplements peuvent être directement établies, les divers paramètres des biotopes peuvent être directement mesurés. En paléoécologie, il est nécessaire de s'attarder à vérifier que les peuplements fossilisés correspondent réellement à des communautés anciennes (et le résultat de cette vérification reste parfois discutable), les différents facteurs qui caractérisaient le biotope n'étant pas directement quantifiables. De plus, tandis que le néoécologiste étudie l'influence des facteurs écologiques sur les peuplements, le paléoécologiste, au contraire, cherche à reconstituer ce que furent les facteurs écologiques influents en analysant les caractères des communautés et du sédiment. En définitive, les préoccupations ne sont pas exactement les mêmes. On peut cependant distinguer des démarches de paléoautécologie et de paléosynécologie dans ce travail.

- PALEOAUTECOLOGIE

L'analyse morphofonctionnelle est intéressante pour les Bivalves fouisseurs ; par analogie mécanique avec les formes actuelles, on peut penser, même pour des Bivalves paléozoïques, que des formes globuleuses ou des espèces dépourvues de siphons (Nuculoidea) fouissaient moins profondément que ne le faisaient celles à coquille allongée (Prothyris, Grammysia, Paleosolen ...) ou pourvues de siphons (Nuculites, Nuculana, ...). On parvient ainsi à reconstituer avec une bonne probabilité ce qu'étaient les rapports de ces Bivalves fouisseurs avec l'interface sédiment-eau (fig. 9). Cependant, les résultats de l'analyse morphofonctionnelle sont rapidement limités. Du rapport qu'en fait E. R. Trueman (1964), se dégage finalement l'impression que cette analyse a une efficacité réduite : il apparaît, par exemple, qu'il n'existe pas de relation claire entre la puissance du ligament et l'habitat. De même, la signification de certains traits morphologiques d'espèces fossiles qui n'ont pas d'équivalents actuels, reste obscure dans leurs relations avec le milieu ; tel me semble être le cas pour le septum bordant l'empreinte adductrice antérieure de nombreux Bivalves fouisseurs paléozoïques : Nuculites, Redonia, certains Ctenodonta, dont des espèces étaient indifféremment sabulicoles ou vasicoles.

Nous avons vu, par ailleurs, que les variations somatiques comme celles de la taille, des caractères externes de la coquille, ne revêtent qu'une importance limitée puisqu'aucune règle ne peut être établie à partir des faunes modernes.

L'autre domaine d'exploration que nous avons plus particulièrement considéré est celui des préférences écologiques des espèces. Il en est ressorti que la granulométrie étant le facteur écologique primordial, il sera relativement aisé pour le paléoécologiste de distinguer, parmi ses faunes de Bivalves, les catégories les plus importantes établies en écologie. L'adaptation de différentes espèces congénériques à des granulométries différentes, sur laquelle a insisté M. Glemarec, paraît bien exister dès le Paléozoïque. Nous avons, par exemple, dans le Dévonien armoricain, chez Nuculites, une forme sabulicole avec N. ellipticus, une forme vasicole avec N. subrectangularis et une forme vasicole de milieu mal aéré avec N. posthumus. Mais la connaissance des autres facteurs influents de l'environnement, température, salinité en particulier, reste aléatoire avec les seules faunes de Bivalves benthiques. Si les préférences connues pour les espèces actuelles peuvent être reportées avec quelques succès pour les faunes récentes, sur quel critère peut-on se fonder pour extrapoler des données modernes aux faunes mésozoïques ou paléozoïques ? Si nous reprenons l'analyse de A. L. Mc Alester & G. A. Doumani (1966), il nous semble extrêmement spéculatif de conclure pour des faunes dévoniennes que les eaux étaient fraîches parce que les Protobranches actuels vivent en eaux froides ou fraîches et que les dépositivores seraient actuellement en plus grande proportion dans les eaux froides, ou que ces eaux étaient de salure normale parce que les Protobranches actuels ne supportent pas de grandes réductions de la salinité. Il y a là une grande incertitude résultant du fait que certains groupes de Bivalves ont pu changer leurs exigences au fur et à mesure qu'évoluait l'environnement et se précisaient les compétitions. Il nous semble que les Protobranches qui constituaient alors la partie la plus importante des Bivalves pourraient bien être de ceux-là.

Les questions bathymétriques que nous avons évoquées en un chapitre particulier offrent les mêmes difficultés. Outre le fait que les variations bathymétriques et latitudinales se trouvent imbriquées par l'intermédiaire du facteur température ("submergence tropicale"), il convient de ne pas perdre de vue l'évolution du globe terrestre lui-même qui permet de soupçonner que la réalisation des abysses pourrait bien correspondre à une phase relativement récente. Dans cette hypothèse, nous nous retrouvons alors essentiellement confronté avec la bathymétrie du plateau continental et de la pente, justement là où les faunes de Bivalves benthiques ne fournissent guère de critère de profondeur. Lorsque nous constatons, par exemple, une diminution constante de la taille de Nuculoma grandaeva var. elongata à travers le Dévonien armoricain, doit-on imputer ce phénomène à un approfondissement, à un refroidissement climatique ou un abaissement de la salinité ? Il est alors nécessaire de connaître l'histoire géologique de la région considérée pour conclure. En l'occurence, il semble ici exclu que l'on ait à faire à un approfondissement important.

- PALEOSYNECOLOGIE

Le problème fondamental pour le paléoécologiste est celui que nous avons évoqué en premier : la distinction des communautés fossiles et des symmigies. Franchi cet écueil, le paléoécologiste pourra typifier les peuplements étudiés et tenter de comprendre des faits de compétition puisque ce facteur synécologique détermine, en dernier ressort, l'aire effective d'extension de chaque espèce (M. Glemarec, 1969).

Bibliographie

BABIN C. (1966) - Mollusques Bivalves et Céphalopodes du Paléozoïque armoricain. Etude systématique. Essai sur la phylogénie des Bivalves. Esquisse paléoécologique. Impr. Com. Adm. Brest, 471 p., 18 pl.

BADER A. G. (1954) - The role of organic matter in determining the distribution of Pelecypods in marine sediments. Journ. Mar. Res., 13, p. 32-47.

BOUCOT A. J. (1953) - Life and death assemblages among fossils. Amer. Journ. Sci., 251, p. 25-40.

CLARKE A. H. (1962) - On the composition, zoogeography, origin and age of the deep-sea mollusk fauna. Deep-Sea Research, 9, p. 291-306.

CRAIG G. Y. (1966) - Concepts in Palaeoecology. Earth-Sc. Rev., 2, 2, p. 127-155.

CRAIG G. Y. et HALLAM A. (1963) - Size-frequency and growth-ring analysis of Mytilus edulis and Cardium edule, and their paleoecological significance. Paleontol., 6, 4, p. 731-750.

CRAIG G. Y. et JONES N. S. (1966) - Marine benthos, substrate and paleoecology. Paleontol., 9, 1, p. 30-38.

EISMA D. (1965) - Shell-characteristics of Cardium edule as indicators of salinity. Neth. Journ. Sea Res., 2, p. 493-540.

FAGERSTROM J. A. (1964) - Fossil communities in paleoecology : their recognition and significance. Bull. Geol. Soc. Amer., 75, p. 1197-1216.

GLEMAREC M. (1969) - Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. Thèse Sci., Brest, 167 p.

HALLAM A. (1965) - Environnemental causes of stunting in living and fossil marine benthonic invertebrate. Paleontol., 8, 1, p. 132-155.

HALLAM A. (1967) - The interpretation of size-frequency distribution in molluscan death assemblages. Paleontol., 10, 1, p. 25-42.

HEKKER R. T., OSSIPOVA A. I. et BELSKAYA T. N. (1963) - Fergana Gulf of Paleogene sea of central Asia, its history, sediments, fauna and flora, their environment and evolution. Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 47, 4, p. 617-631.

JOHNSON R. G. (1957) - Experiments on the burial of shells. Journ. Geol., 65, p. 527-535.

JOHNSON R. G. (1960) - Models and methods for analysis of the mode of formation of fossil assemblage. Bull. Geol. Soc. Amer., 71, p. 1075-1086.

JOHNSON R. G. (1964) - The community approach to paleoecology. in Approaches to Paleoecology, Imbrie J. et Newell D. édit. ; John Wiley, N. Y., p. 107-134.

JOHNSON R. G. (1965) - Pelecypod death assemblage in Tomales Bay, California. Journ. Paleont., 39, I, p. 80-85.

LEVINTON J. S. (1970) - The paleoecological significance of opportunistic species. Lethaia, 3, 1, p. 68-78.

Mc ALESTER A. L. et DOUMANI G. A. (1966) - Bivalve ecology in the Devonian of Antarctica. Journ. Paleont., 40, 3, p. 752-755.

Mc ALESTER A.L. et RHOADS D.C. (1967) - Bivalves as bathymetric indicators, Marine Geol., 5, p. 383-388.

Mc ALESTER A.L., SPEDEN I.G. et BUZAS M.A. (1964) - Ecology of Pleistocene Molluscs from Marthas Vineyard-A reconsideration. Journ. Paleont., 38, 5, p. 985-991.

NICOL D. (1967) - Some characteristics of cold water marine pelecypods. Journ. Paleont., 41, 6, p. 1330-1340.

PERES J.M. (1965) - Réflexions sur les rapports entre l'écologie et la paléoécologie marines. Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol., 1, 1, p. 51-68.

PURDY E.G. (1964) - Sediments as substrates. in Approaches to paleoecology. Imbrie J. et Newell D. édit. ; John Wiley, N. Y., p. 238-271.

RAUP D.M. et LAWRENCE D.R. (1963) - Paleoecology of Pleistocene mollusks from Marthas Vineyard, Massachusetts. Journ. Paleont., 37, p. 472-485.

SANDERS H.L. (1956) - Oceanography of Long Island Sound, 1952-54, X ; The biology of marine bottom communities. Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 15, p. 345-414.

SANDERS H.L. (1958) - Benthic studies in Buzzards Bay. I, Animal-sediments relation-ships. Limn. and Oceanogr., 3, p. 245-258.

SANDERS H.L. (1968) - Marine benthic diversity : a comparative study. The American Naturalist, 102, p. 243-282.

SANDERS H.L. et HESSLER R. (1967) - Faunal diversity in the deep-sea. Deep-Sea Res., 14, p. 65-68.

STRAUCH F. (1968) - Determination of Cenozoic sea-temperature using Hiatella arctica (Linné). Paleogeogr. Paleoclim. Paleoecol., 5, 2, p. 213-234.

TERMIER H. et G. (1956) - Les milieux où ont pu se développer des faunes pyriteuses. Congr. géol. int., 20e sess., Mexico, secc. 7, p. 3-10.

THORSON G. (1955) - Modern aspects of marine level-bottom animal communities. Journ. Mar. Res., 14, 4, p. 387-397.

THORSON G. (1957) - Bottom communities in Treatise on marine ecology and paleoecology. Geol. Soc. Amer., 1, p. 461-534.

TRUEMAN E.R. (1964) - Adaptative morphology in paleoecological interpretation. in Approaches to Paleoecology, Imbrie J. et Newell D. édit. ; John Wiley, N. Y., p. 45-74.

VALENTINE J. W. (1969) - Niche diversity and niche size patterns in marine fossils. Journ. Paleont., 43, p. 905-915.

WAAGE K.M. (1968) - The type Fox Hills formation, Cretaceous (Maestrichtian), South Dakota. Pt 1 : Stratigraphy and paleoenvironments. Peabody Mus. Bull. Yale University, Bull. 27, 171 p.

Table des matières



2 ème partie

COLLOQUE

sur

LA SEXUALITÉ DES MOLLUSQUES

Haliotis, vol. 1, n° 2, p. 129-149, (1971).

-YCLES ET RYTHMES SEXUELS CHEZ LES MOLLUSQUES BIVALVES ET GASTEROPODES

INFLUENCE DU MILIEU ET ETUDE EXPERIMENTALE

par P. Lubet [a)] *et C. Choquet* [b)]

Introduction

Au cours de cet exposé, nous nous pencherons sur le problème de la séquence des cycles sexuels au cours de l'année et du rythme des pontes. Il convient d'abord de distinguer le comportement des Bivalves où la fécondation est externe de celui des Gastéropodes où elle est interne, les animaux s'accouplant (1).

Le cas des Céphalopodes est particulier du fait de l'intervention d'un spermatophore.

Les modalités des rythmes sexuels (séquences de la gamétogenèse, périodes de maturation et rythmes des émissions de gamètes) sont très variables selon les espèces. Elles sont plus faciles à analyser chez les animaux à fécondation externe. Dans la plupart des cas, la maturation génitale est cyclique et peut même survenir chaque mois chez quelques bivalves tropicaux. Chez beaucoup de Gastéropodes une seule période de reproduction apparaît au cours du cycle annuel mais les produits génitaux peuvent être émis à différentes saisons. Enfin, chez quelques espèces, la maturation génitale n'est soumise à aucun cycle ; elle est continue pendant toute l'année.

De nombreuses incidences externes régissent les rythmes sexuels : elles sont d'ordre climatique, hydrologique, nutritionnel. Des facteurs internes génétiques, nerveux, endocriniens, métaboliques commandent ces phénomènes.

Nous nous limiterons à l'étude de quelques exemples qui mettront en évidence le rôle de ces différents paramètres.

---

a) Laboratoire de Zoologie. Faculté des Sciences - 14 - Caen.

b) Laboratoire de Biologie Animale et Laboratoire associé au C.N.R.S. n° 148 "Endocrinologie comparée des Invertébrés". Faculté des Sciences. B. P. 36 - 59 - Lille.

(1) Certains Gastéropodes Prosobranches (Archaeogastéropodes) ont une fécondation externe

I - BIVALVES

C'est chez les Bivalves que l'on possède le plus de documents sur les séquences et les modalités des cycles sexuels annuels, surtout chez les espèces susceptibles d'être exploitées ou cultivées.

L'étude de l'incidence des facteurs du milieu sur la durée de la gamétogenèse et sur le rythme des pontes n'a été entreprise que sur un très petit nombre d'espèces. Les résultats acquis restent encore très fragmentaires.

A - *Les cycles de reproduction et les rythmes de ponte*

1°) - LES METHODES

Les modalités des cycles sont très variables, certaines espèces pouvant avoir un comportement très différent en fonction de leur zonation (Lubet, 1959).

L'établissement d'un cycle sexuel annuel devra se fonder sur l'étude de l'histologie des gonades, de la fréquence des larves et de l'apparition des jeunes classes dans la population. On pourra ainsi déterminer les séquences de cycle sexuel, les périodes probables de pontes et repérer les émissions qui ont le mieux contribué à renouveler le stock.

L'évolution des gonades peut être suivie microscopiquement chez quelques espèces. Plusieurs auteurs ont proposé des échelles de stades permettant de classer les étapes de l'évolution génitale (Chipperfield, 1953 ; Viela, 1954 ; Lubet, 1959 ; Marteil, 1960).

2°) - LES CYCLES

A. Franc (1960) distingue des espèces bradyctiques ayant une saison de ponte très étalée dans l'année et des espèces tachytictiques où elle est beaucoup plus courte. En général, le cycle sexuel est plus étalé et quelquefois continu pour beaucoup d'espèces des mers chaudes. Les espèces des mers tempérées et froides pondent le plus souvent pendant les mois de printemps et d'été, la période de repos sexuel pouvant se situer en hiver (Ostreidae, Pectinidae, Cardiidae, Veneridae, Solenidae, etc ...). Mais ce n'est pas une règle générale car les Teredinidae et les Mytilidae des mers tempérées ont souvent un cycle très étalé dans l'année (Lubet et Le Gall, 1968) ; les Moules présentant une activité génitale réduite pendant l'été et même l'automne. Certains Bivalves d'eau douce pourraient pondre toute l'année (Sphaerium corneum, Unio nasutus, Franc 1960).

B - *Action des facteurs externes sur le rythme sexuel*

Les facteurs externes agissent à la fois sur la vitesse de la gamétogenèse, sur le rythme des pontes ou éjaculations, la durée de la vie larvaire et l'établissement des jeunes dans le benthos. Nous dissocierons dans cette étude, bien que cela soit artificiel, leur action sur la durée de la gamétogenèse de leur action en tant qu'agents stimulants, sur l'émission des gamètes.

1°) - LA GAMETOGENESE ET LES FACTEURS EXTERNES

a) Latitude et température

L'influence de la latitude sur le cycle sexuel est interprétée par l'action thermique de l'eau de mer. D'autres facteurs peuvent d'ailleurs intervenir qui n'ont pas jusqu'ici fait l'objet d'études systématiques : nutrition, rythme nycthéméral, etc ...

L'étude du comportement sexuel d'espèces ayant une large répartition géographique est particulièrement instructive. J. H. Orton (1920) considère que la température est le facteur principal responsable du rythme sexuel des animaux marins. Il croit pouvoir affirmer qu'il existe, pour chaque espèce, une température critique de ponte.

Les travaux ultérieurs de V. L. Loosanoff (1956) sur Crassostrea virginica, de P. Korringa (1957) sur Ostrea edulis, de P. Lubet (1959) sur les Mytilidae, de A. N. Sastry (1963-1968) sur Aequipecten irradians permettent de nuancer cette opinion. En effet, ces travaux ont montré qu'il existe, parmi une espèce à large répartition géographique des "races physiologiques" caractérisées par une température minimale favorable à l'incitation et au déroulement normal de la gamétogenèse et une température minimale critique au-dessous de laquelle les émissions de produits sexuels ne peuvent se produire. Ce comportement se retrouve chez d'autres Invertébrés marins et a été discuté par Hutchins (1957) et Giese (1959).

Les individus des régions les plus froides de leur aire de répartition ont des exigences thermiques inférieures à ceux des zones les plus chaudes

Mytilus edulis se reproduit en Mer blanche (Moursmansk), à une température de 3°-4°C, sa ponte s'effectue au-dessus de 7° à 8° C en Manche et en Atlantique ; M. galloprovincialis pond en Méditerranée à partir de 10°-11° C (Lubet, 1959).

V. L. Loosanoff et C. A. Nomenjko (1951) chez Crassostrea virginica et A. N. Sastry (1963) chez Aequipecten irradians mettent en évidence des comportements thermiques différents de populations échelonnées sur la côte est des Etats-Unis.

Ces constatations peuvent d'ailleurs s'intégrer dans un cadre plus général. Les travaux de R. Sparck (1931), C. Schlieper (1955) ont montré des variations du métabolisme en fonction de la latitude. A une même température et chez une espèce ayant une large répartition géographique, le métabolisme est d'autant plus intense que les animaux sont situés dans des régions plus froides. Ces "races physiologiques" peuvent quelquefois se grouper en une super-espèce (Aequipecten irradians, Mytilus edulis-galloprovincialis) et présenter entre elles des différences morphologiques ou biométriques. Nous sommes vraisemblablement en présence d'un phénomène de spéciation qui correspond à une sélection des génotypes en fonction d'un gradient thermique (latitude).

b) Durée de la gamétogenèse - Etude expérimentale de l'action de la température

La durée de la gamétogenèse des espèces à pontes printanières ou estivales est conditionnée, dans une station donnée, par les températures qui affectent les animaux pendant les mois d'hiver. Des études effectuées sur les Huîtres par H. Villela (1954), L. Marteil (1960) et J. Le Dantec (1968) ont souligné l'importance de cette notion. Chez Crassostrea angulata les premières pontes sont d'autant plus précoces que la moyenne des températures hivernales a été plus élevés (Le Dantec, 1968).

Les travaux de V. L. Loosanoff et M. C. Davis (1950-1952), D. J. Crisp (1957), B. Patel et D. J. Crisp (1960), A. N. Sastry (1963-1968) ont apporté la preuve expérimentale de l'action de la température sur la durée de la gamétogenèse. La ponte de quelques Invertébrés marins a pu être ainsi obtenue, en dehors de leur période de reproduction, en les maintenant à des températures appropriées et en leur assurant une nutrition convenable.

Chez Crassostrea virginica, V. L. Loosanoff et M. C. Davis (1950) montrent que des températures de 10° C sont incapables d'assurer une gamétogenèse normale. Elevés à 15° C les animaux présentent une ovogenèse plus lente que la spermatogenèse, les émissions normales n'ayant lieu qu'au bout de deux mois. Cette durée est raccourcie à 15-20 jours lorsque les animaux sont élevés à 20°-25° C. Des résultats du même ordre ont été obtenus par ces auteurs sur Venus mercenaria et par A. M. Sastry (1968) sur Aequipecten irradians. Dans cette dernière étude, les expériences ont été conduites en exposant les animaux à une photopériode constante, une augmentation de 15°C à 20° C permettant l'initiation et le déroulement de la gamétogenèse. Toutefois, la maturation des ovocytes permettant la fécondation ne se fait qu'au-dessus de 20° C.

La température peut avoir un effet inverse chez certaines espèces à cycles longs et à repos sexuel estival. Chez Mytilus edulis (Lubet, 1959), le minimum thermique est beaucoup plus bas, la gamétogenèse pouvant s'effectuer à 7°-8°C mais elle est arrêtée par les températures élevées (18°C).

c) Salinité

Si la salinité agit en tant que facteur limitant le développant des espèces, l'étude de son intervention directe dans le cycle sexuel n'a pas encore été précisée de façon satisfaisante.

P. Lubet (1959) notait que les basses salinités automnales et hivernales retardaient la gamétogenèse des jeunes individus de Mytilus edulis. Toutefois, l'action de la salinité est difficile à dissocier de celle de la température et de la nutrition. L'activité ciliaire permettant la nutrition particulaire dépend fortement de la salinité (Cole et Hepper, 1950 ; Lubet et Chappuis, 1967).

Les basses salinités littorales sont fonction d'apports fluviatiles permettant une augmentation de phytoplancton et des matières organiques en suspension ou dissoutes.

L'action de la salinité a surtout été analysées ches les huîtres, Mollusques euryhalins.

L. Marteil (1960) constatait que les Crassostrea angulata du Morbihan, présentaient à température égale, un développement plus rapide des gonades, lors de légères dessalures. A Arcachon, les travaux effectués par J. Le Dantec (1968) sur la même espèce, montrent également que si la durée de la gamétogenèse est influencée par la température, elle est également fonction de la salinité. Ces deux paramètres sont liés, la durée des phénomènes sexuels étant d'autant plus rapide que les températures hivernales ont été plus hautes et les salinités moins élevées. Toutefois celles-ci ne doivent pas descendre au-dessous de 25 %.

d) Zonation et Nutrition

L'apport nutritionnel a une incidence directe sur l'incitation et la durée de la gamétogenèse, le jeûne provoquant l'arrêt des phénomènes sexuels et la lyse des gamètes (Lubet, 1959).

Ainsi la zonation exercera une influence très nette sur les phénomènes sexuels, par la durée du temps d'émersion qui limite la prise de nourriture.

Mytilus edulis a une période de reproduction qui augmente lorsque l'on passe des stations les plus hautes aux stations les plus basses de la zone intercotidale. Les individus constamment immergés (chaînes des bouées) montrent un cycle sexuel presque continu (Lubet, 1959). Le poids de chair et la masse des produits sexuels est en rapport direct avec l'abondance du phytoplancton (Fraga, 1955) mais il n'a pas été possible jusqu'ici d'établir un rapport entre la nature des constituants phytoplanctoniques et l'intensité de la gamétogenèse. Il faut également souligner que les matières organiques dissoutes jouent certainement un rôle qui n'est pas négligeable comme apport nutritionnel puisque des composés simples peuvent être directement absorbés et concentrés par les branchies ou le manteau (Péquignat, 1969).

Les études expérimentales de A. N. Sastry (1968) sur Aequipecten irradians ont montré que l'apport nutritionnel ne peut être dissocié de l'action de la température.

Les températures optimales permettraient un niveau d'utilisation plus important des métabolites, elles favoriseraient le développement d'enzymes assurant la mobilisation, le transfert des réserves et leur utilisation par les cellules sexuelles De la même façon, on peut considérer que chez Mytilus edulis, les températures élevées provoqueraient le phénomène inverse, les métabolites s'accumulant sous forme de réserves dans le tissu conjonctif (cellules adipo-granuleuses et vésicules de Langer riches en glycogène). Le cycle sexuel est alors freiné et peut complètement s'arrêter (repos estival)

2°) - RYTHMICITE DES EMISSIONS DE PRODUITS SEXUELS

a) Maturité

La maturité des produits sexuels intervient à la fin de la gamétogenèse. Cette étape de l'évolution génitale est impossible à discerner microscopiquement. L'étude cytologique de ces animaux ne donne d'images vraiment caractéristiques que chez les femelles.

P. Lubet (1959), A. N. Sastry (1963) ont mis en évidence un gonflement des ovocytes, l'effacement ou la disparition de la vésicule vitelline, la réduction du pédicelle ovarien.

Ce stade de maturation correspond à un état physiologique particulier appelé par P. Lubet (1959) "stade instable". L'application brusque de stimuli de nature variée, mécaniques, électriques, thermiques, chimiques, provoque alors la ponte ou l'éjaculation. Celle-ci peut être partielle s'il s'agit de la première émission annuelle, les autres émissions étant en général plus importantes chez les animaux à cycle court (Crassostrea angulata, Le Dantec, 1968). Chez les animaux à cycle (Mytilidae), les pontes plus importantes peuvent avoir lieu en automne et au printemps (M. galloprovincialis)

b) Comportement des populations. Influence de la zonation

Il est rare que tous les individus d'une même population libèrent en même temps leurs gamètes. Seules les hautes stations de Mytilus edulis situées dans le médio-littoral présentent statistiquement ce comportement. Il existe alors une corrélation entre les pontes et les marées de vives eaux (Lubet, 1955-1959).

En fait il ne s'agirait pas d'un rythme sélénien mais d'une action maximale des stimuli naturels pendant les périodes de vives eaux. Cette action est nette pour les premières pontes de printemps, elle s'atténue ensuite du fait de décalages intervenant dans la maturité sexuelle et dûs à des vitesses de restauration des gonades variables suivant les individus. Les moules des stations constamment immergées ne présentent pas ce comportement et l'on trouve constamment au cours de la saison de reproduction des animaux natures.

Chez les espèces à cycle printannier et estival, les huîtres ont été particulièrement bien étudiées.

J. Le Dantec (1968) note que chez l'huître portugaise du Bassin d'Arcachon "le nombre moyen des pontes au cours de l'été est plus grand que le rythme individuel des émissions. Il est clair que toutes les huîtres d'une même station ne réagissent pas en même temps aux stimuli de ponte, bien qu'elles aient atteint sensiblement à la même époque, le stade de maturité".

Les belles recherches de P. Korringa (1955), V. L. Loosanoff et C. A. Nomenjko (1951), J. Le Dantec (1968) infirment la possibilité d'une périodicité des émissions. Une corrélation

entre la ponte et les phases lunaires avait été formulée par Prytherch pour Crassostrea virginica. Mais l'ensemble de ces minutieux travaux infirme l'existence d'un rythme sélénien des émissions. Il en serait de même pour les Pectinidae (Arwithalingam, 1923 ; Reddiah, 1955).

c) Les stimuli

L'analyse expérimentale de l'action de quelques stimuli naturels a été tentée par P. S. Galtsoff (1939-1940), P. Lubet (1959), J. Le Dantec (1968). Ces recherches montrent que les excitants ne sont efficaces que si les animaux ont atteint le "stade instable". Tout changement brusque et entre certaines limites, des facteurs du milieu provoque la ponte ou l'éjaculation. Il ne semble pas y avoir de stimuli électifs, bien que l'action simultanée de plusieurs excitants soit en définitive plus efficace que celle que donne chacun d'entre eux pris isolément. Les mâles semblent plus facilement excitables que les femelles et les facteurs du milieu constituent les stimuli les plus efficaces à condition que les variations soient brusques (salinité, température, agitation mécanique dûe aux vagues et aux courants violents). Leur action sera maximale dans la zone de balancement des marées surtout pendant les périodes de vives eaux.

d) Interréactions entre les individus de la même espèce

C'est à P. S. Galtsoff (1940) que revient le mérite d'avoir montré que le sperme de Crassostrea virginica émettait dans l'eau de mer une substance capable de stimuler la ponte chez les individus matures du sexe opposé.

J. C. Nelson et J. B. Allison (1940) ont montré sur le même matériel que les spermatozoïdes libéraient une substance différente de "l'hormone" de P. S. Galtsoff. Ce principe baptisé "Diantline" par ces auteurs, serait de nature nucléoprotidique. Soluble dans l'eau de mer, elle agirait à la fois sur les individus des deux sexes. Elle provoquerait le relâchement des muscles de l'ostium et des branchies chez les femelles, permettant ainsi une meilleure évacuation des oeufs. Chez les mâles, le"diantline" accélérerait le taux de pompage, assurant ainsi une évacuation plus rapide du sperme. P. Lubet (1955-1959) a pu mettre en évidence une action identique à celle de "l'hormone de Galtsoff" chez Mytilus edulis et Chlamys varia Cette substance serait de nature lipo-protéïque. Mais il est encore impossible de préciser si ces principes excitants sont réellement libérés par le sperme ou s'il s'agit de principes voisins des phéromones provenant des tissus somatiques et sécrétés au moment de l'éjaculation.

C - *Action des facteurs internes*

L'action des ganglions nerveux sera discutée dans le rapport sur l'endocrinologie des Mollusques. Les expériences d'ablations bilatérales montrent que les ganglions cérébroïdes et viscéraux exercent un contrôle important sur l'initiation et le déroulement de la gamétogenèse, la ponte et l'éjaculation. La part du système nerveux est importante pour le déroulement des émissions : présence de récepteurs excitables par les stimuli, coordination de la contraction des muscles, des mouvements ciliaires, etc ...

La part qui revient aux neurohormones dans les phénomènes sexuels reste encore à préciser.

Conclusion

Cette étude permet de mettre en évidence l'importance des facteurs externes. Toutefois il convient de souligner qu'il est artificiel de dissocier ces facteurs qui agissent simultanément. Ces recherches ont permis de dégager quelques données pratiques concernant la prévision des premières émissions des huîtres ovipares (Le Dantec, 1968).

1) La durée de la gamétogenèse est fonction des températures et des salinités subies par les animaux pendant les mois d'hiver La durée est d'autant plus rapide que la température moyenne des eaux est plus élevée et que la salinité est plus faible (mais supérieure à 25 %).

2) Ces facteurs conditionnent la température à laquelle se fera la première ponte annuelle. Elle sera plus basse si les conditions ci-dessus sont réalisées.

3) Une huître peut pondre deux à trois fois de juin à septembre. L'émission de juin serait partielle, mais celle de juillet très importante. Une restauration permettrait d'obtenir les années favorables des pontes en septembre.

4) Les stimuli naturels (température, salinité, agitation mécanique) agissent simultanément pour déclencher la ponte ou l'éjaculation mais on ne peut parler d'une périodicité lunaire des émissions.

II - GASTEROPODES

Chez une espèce, des variations importantes peuvent s'observer en fonction de la latitude. Des études précises ont été effectuées récemment chez le Prosobranche Nassarius obsoletus SAY par R. S. Scheltema (1967). Cet auteur étudie les populations de trois stations de la côte est des Etats-Unis situées du N au S sur le littoral du Massachussets, de Caroline du Nord et de Caroline du Sud. Dans la station la plus septentrionale, la température passe de 17° C à 23° C en quelques semaines (mi-mai à début juin) tandis que plus au S, les variations ne sont que de l'ordre de 5° C.

La ponte naturelle commence en février dans les localités méridionales, elle n'apparaît qu'en avril en Caroline du Nord et survient en juin dans le Nord du pays.

Il est d'ailleurs possible de vérifier expérimentalement la réponse des animaux à une élevation brusque de la température. R. S. Scheltema maintient au laboratoire des individus prélevés dans le milieu naturel durant l'hiver ; les animaux convenablement nourris présentent une évolution rapide des produits génitaux, s'accouplent et les femelles pondent au bout d'une semaine. Cette gamétogenèse provoquée est très rapide et ressemble à celle qui survient naturellement chez les exemplaires vivant dans des eaux présentant une brusque élévation de température au début de l'été.

L'importance de la température sur le rythme sexuel a été également mise en évidence chez le Nudibranche Aeolidiella par J P Tardy (1969). A sanguinea NORMAN et A. glauca A. et H. se rencontrent surtout dans les mers froides ou tempérées (Baltique, Mer du Nord, Atlantique nord). La ponte a lieu normalement d'avril à juillet ; toutefois, lorsque l'hiver est doux, le déclenchement est plus précoce. Par contre, la croissance et la maturation génitale sont retardées lorsque la température diminue.

Cependant toutes les espèces marines ne répondent pas à ce stimulus thermique. Ainsi chez Aeolidiella alderi COCK, J. P. Tardy (1969) mentionne l'existence, le long des côtes du Poitou de pontes et de jeunes durant toute l'année et selon lui, "il ne semble donc y avoir aucun rapport entre la saison et le cycle de cette espèce".

Des observations identiques ont été faites à Arcachon par W. Streiff (1960) chez Calyptraea sinensis L. En effet, la présence de pontes fraiches en toutes saisons prouve que C. sinensis s'y reproduit toute l'année. Chez ce Prosobranche hermaphrodite protandre, l'étude histologique des individus de la population montre qu'il existe des mâles fonctionnels tout au long de l'année. Selon W. Streiff, "les périodes dites de reproduction ne semblent correspondre, en fait, qu'à des moments où un plus grand nombre d'individus sont accouplés. Ces deux périodes sont situées au printemps et en octobre-novembre et il semble que la période chaude ait une influence prépondérante dans l'inhibition des accouplements. Or, une seule copulation suffit à féconder les pontes d'une femelle, il convient donc de dissocier les deux aspects de la biologie sexuelle de ce Mollusque : accouplement et ponte. Chez C. sinensis, il n'y a pas de véritable rythme sexuel annuel, la reproduction est continue.

Les facteurs climatiques n'ont pas non plus une influence constante sur les diverses espèces de Littorina vivant sous nos latitudes. Chez L. obtusata et L. marine SACCHI et RAST, C. F. Sacchi (1969) constate une grande stabilité du rapport des sexes au cours de l'année, ainsi que la présence constante de pontes fraîches. De plus, il n'existe aucun cycle saisonnier dans la morphologie de l'appareil génital. Ces faits suggèrent l'existence chez ces deux espèces "d'une activité pratiquement non cyclique mais continue".

Il en est de même chez l'espèce vivipare L. saxatilis qui se reproduit tout au long de l'année à Plymouth (Lebour, 1937). Par contre, une espèce voisine L. littora L. qui coexiste avec les autres espèces dans certaines stations présente une saison de reproduction qui correspond au printemps et au début de l'été et O. Linke (1933-1934) a montré que l'appareil génital subit des réductions très nettes après l'émission des gamètes. Ces observations biologiques suggèrent l'existence de facteurs génétiques inhérents à chaque espèce et que l'on constate également chez des Archaeogastropodes.

Chez Patella vulgata L., E. S. Russel (1907), J. H. Orton, A. J. Southward et Dodd (1956) et C. Choquet (1966) ont montré que la gamétogenèse débute à la fin de l'été mais que la période optimale de reproduction correspond à l'automne et au début de l'hiver. J. H. Orton et al. ont constaté que l'émission des gamètes n'est pas en relation avec la température et que le cycle lunaire ne semble avoir aucune influence. Par contre, les facteurs qui favorisent le déclenchement de la ponte sont d'ordre mécanique : choc des vagues, action des vents violents venant du large. Notons que chez P. vulgata, la période de repos sexuel est assez longue, ce qui est une caractéristique des animaux ayant une distribution septentrionale. Une espèce voisine : P. depressa PENNANT qui coexiste avec P. vulgata dans certaines stations, notamment sur la côte sud-ouest de l'Angleterre s'y reproduit pendant l'été (Orton et Southward, 1961) ce qui réduit considérablement les possibilités d'hybridation entre les deux espèces. Tous les facteurs externes sont identiques ; il est donc possible que ces variations observées dans la biologie sexuelle de P. vulgata et P. depressa soient liées à des facteurs génétiques ou hormonaux.

Ces quelques exemples montrent que si les facteurs externes et notamment la température ont une influence très nette sur le rythme sexuel de certains Gastéropodes marins, ils ne sont pas les seuls qui entrent en jeu dans l'activité génitale car des espèces très voisines, vivant dans le même biotope peuvent présenter un comportement différent dû sans doute à leurs potentialités génétiques.

Bibliographie (Lamellibranches)

ABOUL-ELA I.A. (1958) - L'action des grands froids sur les huîtres. J. Const. Int. Explor. Mer, 23 (3), p. 443-452.

ABOUL-ELA I.A. (1958) - Effects of ultra violet radiations on oysters. Nature, London, 181, p. 1013.

AMEMIYA I. (1925) - Hermaphroditisme in the Portugese oyster. Nature, London, 116, p. 608.

AMEMIYA I. (1929) - On the sex change of the Japonese common oyster Ostrea gigas Thunberg. Proc. Imp. Acad., Tokyo, 5, p. 284-286.

AMIRTHALINGHAM C. (1928) - On lunar periodicity in reproduction of Pecten operculaire L. near Plymouth in 1927 - 1928. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 15 (2), p. 605-642.

ANSELL A.D. (1961 a) - Reproduction, growth and mortality of Venus striatula Da Costa in Kames Bay, Millport, Scotland. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 41, p. 191-215.

ANSELL A.D. (1961 b) - The development of the primary gonad in Venus striatula Da costa. Proc. Malac. Soc.,London, 34, p. 243-247.

ANSELL A.D., LANDER K.F., COUGHLAN J. & LOOSMORE F.A. (1964) - Studies on the hard shell clam Venus mercenaria in British waters. Part I J. applied Ecol., I, p. 63-82. Part II - Ibid I, p. 83-95.

BACCI G. (1951) - Ermaphoditismo ed intersessualita nei Gastropodi e Lamellibranchi. Arch. Zool. Ital., 7, p. 57-151.

BARGETON M. (1942) - Les variations saisonnières du tissu conjonctif vésiculeux de l'huître au cours de la formation des produits génitaux. Bull. Biol. France Belgique, 76 (2), p. 175-191.

BERNER L. (1935) - La reproduction des moules comestibles et leur répartition géographique. Bull. Inst. Océanogr. Monaco, 680, p. 1-7.

BOLOGNARI A. (1957) - Richerche sugli ovociti in accresciemento in Mytilus galloprovincialis Lam. Arch. Zool., Napoli, 42, p. 229-248.

BOURCART C. & LUBET P. (1961) - Sulla reazione Feulgen positiva del nucleolo. Bol. Soc. Ital. Biol. Sperim, 38 (1-2), p. 46-48.

BOURCART C. & LUBET P. (1964) - Cycle sexuel et évolution des réserves chez Mytilus galloprovincialis. P. V. réunions CIESMM, Monaco, 24-16, p. 1-4.

BOURCART C., LUBET P. & RANC H. (1964) - Métabolisme des lipides au cours du cycle sexuel chez Mytilus galloprovincialis LMK. C.R. Soc. Biol., Paris, (8-9), p. 1638-1640.

BOUXIN H. (1954) - Observations sur le frai de Mytilus edulis var. galloprovincialis LMK. Dates précises du frai. Facteurs provoquant l'émission des produits génitaux. J. Cons. Int. Expl. mer, Copenhague, Shellfish C., n° 36.

CHAPPUIS J. G. & LUBET P. (1966) - Etude du débit palléal et de la filtration de l'eau par une méthode directe chez Mytilus edulis L. et M. galloprovincialis LMK. Bull. Soc. Linnéenne Normandie, 10e sér., 7, p. 210-216.

CHIPPERFIELD P. N. J. (1953) - Observations on the breeding and the settlement of Mytilus edulis in the British waters. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 32, p. 449-476.

COE W. E. (1932) - Development of the gonade and the sequence of the California oyster (Ostrea lurida). Bull. Scripps Inst. Océan., 3 (6), p. 119-144.

COE W. E. (1938) - Primary sexual phases in the oviparous oyster (O. virginica)., Biol. Bull. (74) I, p. 64-75.

COE W. E. (1941) - Sexual phases in wood boring mollusks. Biol. Bull., 81, (2), p. 178-186.

COE W. E. (1943 a) - Sexual differenciation in Mollusks (I). Quart. Rew. Biol., 18, (2), p. 154-164.

COE W. E. (1943 b) - Development of primary gonads and differenciation of sexualite in Teredo navalis and others Pelecypods Mollusks. Biol. Bull., 84,(2), p. 178-186.

COE W. E. (1949) - Development of reproductive system and variations in sexuality in Pecten and others Pelecypods Mollusks. Contr. Scripps Océanogr. Inst., n° 225.

COE W. E. & TURNER J. J. (1938) - Development of gonads and gametes in the "soft clam" (Mya arenaria). J. Morph., 62, p. 91-111.

COE W. E. & FOX D. L. (1942) - Biology of the California sea mussel (Mytilus californianus). J. Exp. Zool., 90, p. 1-30.

COLE H. A. (1942) - Primary sex phases in Ostrea edulis. Quart. J. Micr. Science, 83, p. 317-356.

COLE H. A. & HEPPER B. T. (1954) - The use of neutral red solution for the comparative study of filtration rates by Lamellibranchs. J. Cons. Int. Expl. mer, Copenhague, 20, p. 117-203.

COLLIER A., RAY S. M. & MAGNITZKY W. (1950) - A preliminary note on naturally occuring organic substances in sea water affecting the feeding of oyster. Science, 3, p. 151-172.

DAKIN W.J. (1908) - The edible scallop. Trans. Liverpool Biol. Soc., 24, p. 333-468.

DALMON J. (1935) - Notes sur la biologie du Pétoncle Chlamys varia. Rev. Trav. Off. Pêches Marit., 8, p. 268-281.

DALMON J. (1938) - Divers modes de sexualité chez les Mollusques Lamellibranches de la famille des Pectinidés. Changement de sexe et hermaphrodisme transitoire chez Chlamys varia L. C. R. Acad. Sc., Paris, t. 207, p. 181-183.

DANIEL R. J. (1923) - Seasonal changes in the chemical composition of the Mussel (Mytilus edulis). Trans. Liverpool Biol. Soc., 37, p. 85-106.

DANIEL R.J. (1925) - The effects of starvation on the common Mussel (Mytilus edulis). Trans. Liverpool Biol. Soc., 39, p. 128-168.

DAVIS H. C. & CALABRESE A. (1964) - Combined effects of temperature and salinity on development of eggs and growth larvae of Mercenaria mercenaria et M. virginica. Fishery Bull., 63, p. 3.

DEROUX G. (1960) - Formation régulière de mâles mûrs de taille et d'organisation larvaire chez un Eulamellibranche commensal (Montacuta phascolionis Dantz). C. R. Acad. Sc., Paris, t. 250, p. 2264-66.

DICKIE L. M. (1955) - Fluctuations in abondance of the geant scallop Placopecten magellanicus Gm in the Digby area of the Bay of Fundy. J. Res. Board Canada, 12, (6), p. 797-857.

FAURE L. (1956) - La coquille Saint-Jacques (Pecten maximus L.) dans la rade de Brest. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 20, p. 119-131.

FISCHER A.L. (1960) - Latitudinal variation in organic diversity. Evolution, 14, p. 64-81.

FISCHER E. (1929) - Sur la distribution et les conditions de vie de Mytilus edulis L. sur les côtes de la Manche. J. Conchyol., Paris, 73, p. 109.

FISCHER-PIETTE E. (1955) - Répartition le long des côtes d'Espagne des principales espèces peuplent les rochers intercotidaux. Ann. Inst. Océanogr., Monaco, 31, (2), p. 1-124.

FOX D.L. (1936) - The habit and food of the California sea mussel Mytilus californianus. Bull. Scripps Océan. Inst., 4, p. 1-64.

FRAGA F. (1956) - Variacon estacional de la composition quimica del mejillon. (Mytilus edulis L.). Invest. Pesquaras, Barcelona, 4, p. 109.

FRANC A. (1960) - Classe des Bivalves in Traité de Zoologie, t. V, fasc. II, p. 845-2133.

FRANCA M. Paesda (1956) - Variaçao sazonal das gonadas em Scrobicularia plana Da Costa. Arch. Mus., Bocage, 27, p. 107-123.

FREIDRICH L. (1967) - Experimentelle Untersuchungen zum Problem Zellulares nichtgenetischer Resistenzanderungen bei der Miesmuschel Mytilus edulis L. Kieler Meeresf, 23, (2), p. 105-126.

FURNESTIN J., MARTEIL L., TROCHON P. et LE DANTEC J. (1964) - Reproduction des Huîtres. Cult. Marines, n° 81, p. 6-8.

FURNESTIN M.L., MAURIN C., LEE J. Y. et RAIMBAULT R. (1966) - Eléments de Planctonologie appliquée. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 30, (2-3), p. 117-278.

GALTSOFF P.S. (1938 a) - Sex change and physiological intersexuality in Ostrea virginica. Anat. Rec. Suppl., 72, p. 42-43.

GALTSOFF P.S. (1938 b) - Physiology of reproduction of Ostrea virginica (I) - Biol. Bull., 74, (3), p. 461-486.

GALTSOFF P. S. (1938 c) - Physiology of reproduction of Ostrea virginica (II) - Biol. Bull., 75, (2), p. 286-307.

GALTSOFF P. S. (1940) - Physiology of reproduction of Ostrea virginica (III) - Biol. Bull., 78, (1), p. 117-135.

GALTSOFF P.S. (1961) - Physiology of reproduction in Molluscs. Ann. Zool., I, p. 273-289.

GATTENBY J.B. (1922) - Sex changes in Molluscs. Nature, London, n° 110, p. 544.

GENOVESE S. (1959) - Sull'accrescimento di Mytilus galloprovincialis LMK. Atti. Soc. Peloritana Sci. Fis. Mat. Nat., Messina, 5, (I), p. 1-46.

GERRISTEN D.J. et VAN PELT J.G. (1943) - Teneur en hydrates de carbone et facteur albumine de la chair de Moule. Part I. Rev. Trav. Chim., 62, p. 835-839.

GERRISTEN D.J. et VAN PELT J.G. (1945) - Part II. Rev. Trav. Chim., 64, p. 309-312.

GIESE A.C. (1959) - Comparative Physiology : Animal reproductive cycles in marine invertebrates. Ann. Rev. Physiol., 21, p. 547-576.

GRAVE B.H. (1942) a - The sexual cycle in Teredo navalis. Proc. Indiana Acad. Sci., 51, p. 265.

GRAVE B.H. (1942) b - The sexual cycle of the Shipworm Teredo navalis. Biol. Bull., 82, p. 438-445.

GUERIN-GANNIVET J. (1909) - Note préliminaire sur les gisements de Mollusques comestibles des côtes de France. Estuaire de la Gironde. Bull. Inst. Océan., Monaco, 131, p.1-12.

GUTSELL J.S. (1939) - Natural history of the Bay Scallop. Bull. Bur. Fish, Washington, n° 100.

HEPPER B.T. (1957) - Notes on Mytilus galloprovincialis LMK in Great Britain. J. Mar. Ass. U.K., 36, (I), p. 37-46.

HERDMANN W.A. (1893) - Report upon the methods of Oysters and Mussel culture on the west coast of France Re. Lancaster sea Fish. Lab., 1893.

HOESTLANDT H. & BRASSELET M.P. 1968 - Cycle Biologique de quelques Teredonilidae saumâtres d' Afrique Equatoriale et Influence de la Salinité. C.R.Acad.Sci., Paris, t. 266, p. 623-625.

IWATA K.S. (1952 a) - Mechanism of egg maturation in Mytilus edulis L. Biol. Bull. Okayama Univ., I, (1-2), p. 1-11.

IWATA K.S. (1952 b) - Sparoning of Mytilus edulis. Bull. Toh. Reg. Fish. Res. Lab., 3-4, Contr. n° 28, 29, 50.

YENNEDY A.V. & BATTLE H.T. (1966) - Cyclic changes in the gonade of the American oyster Crassostrea virginica GM. Canad. J. Zool., 42, p. 305-321.

KORRINGA P. (1952) - Recent advances in Oyster biology. Quaterly Rev. Biol., 27, (3),p266-308 et 27, (4), p. 339-365.

KORRINGA P. (1955) - Qualität bestimmungen and Miesmuscheln und Austern. Arch. Fichereiwissenchagt, 6, (3-4), p. 189-193.

KORRINGA P. (1957 a) - Lunar periodicity. Geol. Soc. Amer., Mem. 67, I, p. 917-934.

KORRINGA P. (1957 b) - Water temperature and breeding throughouk the geographical rauge of Ostrea edulis L. Ann. Biol., 33, p. 1-17.

LAFUSTE J., LE DANTEC J., MARTEIL L., TROCHON P. (1957) - La reproduction de l'Huître portugaise (Gryphaea angulata LMK) dans les centres de captage de la côte atlantique. Rev. Trav. Inst. Pêches Maritimes, 21, (3), p. 401-414.

LAMBERT L. (1935) - La culture de la Moule en Hollande. Rev. Trav. Off. Sci. Tech. Pêches Maritimes, Paris, 8, (4), p. 431-480.

LEBOUR M.V. (1938) - Notes on the breeding of some Lamellibranchs from Plymouth and their larvae. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 23, p. 114-119.

LE DANTEC J. (1955) - Note sur les gisements coquilliers de la rive gauche de la Gironde. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., Paris, 19, (3), p. 347-360.

LE DANTEC J. (1960) - Observations complémentaires sur la nature du cycle sexuel de C. angulata LMK dans le Bassin d'Arcachon. Cons. Inst. Expl. Mer., n° 32.

LE DANTEC J. (1968) - Ecologie et reproduction de l'huître portugaise (Crassostrea angulata LMK) dans le Bassin d'Arcachon et sur la rive gauche de la Gironde. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., Paris, 32, p. 1-126 et Thèse Sci., Bordeaux, n° 51.

LE TACONNOUX R. et AUDOUIN J. (1956) - Contribution à l'étude du Pétoncle (Chlamys varia). Rev. Trav. Inst. Pêches Maritimes, Paris, 20, p. 133-155.

LOOSANOFF V.L. (1937 a) - Primay gonad and sexual phases in Venus mercenaria L. Biol. Bull., 72, (3), p. 387-415.

LOOSANOFF V.L. (1937 b) - Seasonal gonadal changes of adult clam V. mercenaria L. Biol. Bull., 72, p. 408-416.

LOOSANOFF V.L. (1942) - Seasonal gonadal changes in the adult oysters Ostrea virginica of Long Island. Biol. Bull., 82, p. 195-206.

LOOSANOFF V.L. (1945) - Precocious gonad development in oysters induced in midwinter by high temperature. Science Lancaster, 102, p. 124-125.

LOOSANOFF V.L. (1962) - Gametogenesis and spawning of the European oyster Ostrea edulis in waters of Maine. Biol. Bull., 122, (I), p. 86-94.

LOOSANOFF V.L. (1965) - Gonad development and discharge of sparon in Oysters of long Island Sound. Biol. Bull., 129, (3), p. 546-561.

LOOSANOFF V.L. (1966) - Time and intensity of setting of the oyster Crassostrea virginica, in long Island Sound. Biol. Bull., 130, (2), p. 211-227.

LOOSANOFF V.L. & DAVIS H.C. (1950) - Conditioning Venus mercenaria for sparoning and breeding is larvae in the laboratory. Biol. Bull., 98, p. 60-65.

LOOSANOFF V.L. & DAVIS H.C. (1951) - Delaying of Lamellibranchs by low temperature. J. mar. Res. 10, p. 197-202.

LOOSANOFF V.L. & DAVIS H.C. (1952 a) - Temperature requirement of gonads in northern oysters. Biol. Bull., 103, p. 80-96.

LOOSANOFF V.L. & DAVIS H.C. (1952 b) - Repeated semiannual sparoning of northern oysters. Science, n° 115, p. 675-676.

LOOSANOFF V.L. & ENGLE J.B. - (1942) - Accumulation and discharge of spawn by oysters living at different depths. Biol. Bull., 82, (3), p. 413-422.

LOOSANOFF V.L. & NOMENJKO C.A. (1951 a) - Spawing and setting of the American oysters O. virginica, in relation to lunar phases. Ecology, 32, (I), p. 113-134.

LOOSANOFF V.L. & NOMENJKO C.A. (1951 b) - Existence of Physiologically different races of Oysters, Crassostrea virginica. Biol. Bull., 101, (2), p. 151-156.

LOOSANOFF V.L. & NOMENJKO C.A. (1956) - Relative intensity of Oysters setting indifferent years in the same of long Island Sound. Biol. Bull., 113, (3), p. 387-392.

LUBET P. (1959) - Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidae et les Pectinidae (Moll. Bivalves). Rev. Trav. Inst. Pêches Maritimes, Paris, 23, 3, p. 387-548.

LUBET P. (1966) - Essai d'analyse expérimentale des perturbations produites par les ablations des ganglions nerveux chez Mytilus edulis L. et Mytilus galloprovincialis LMK.

LUBET P. (1969) - Biologie et exploitation des moules. La Pêche maritime, Paris, 48, (1101), p. 947-952.

LUBET P. & BOURCART C. (1963) - Nouvelles observations sur la physiologie sexuelle de Mytilus galloprovincialis LMK. C.R. Soc. Biol., Paris, 157, (2), p. 1966-68.

LUBET P. & LE GALL P. (1967) - Cycle sexuel de Mytilus edulis L. dans la Baie de Seine (Calvados). Bull. Soc. Linnéenne de Normandie, 10, p. 303-314.

LUBET P. & LE FERON de LONGCAMP D. (1969) - Etude des variations annuelles des constituants lipidiques chez Mytilus edulis L. de la Baie de Seine (Calvados). C.R. Soc. Biol., Paris, 163, p. 110-112.

LUCAS A. (1964) - Mise en évidence de l'hermaphrodisme successif chez Glycimeris glycimeris L. par l'analyse des pourcentages sexuels. C.R. acad. Sci., Paris, t. 285, p. 5742-5744.

LUCAS A. (1965) - Recherches sur la sexualité des Mollusques Bivalves. Bull. Biol. France Belgique, 99, (2), p. 115-249.

LUCAS A. & FRANC S. (1962) - Sur les modalités de l'hermaphrodisme successif chez Chlamys varia L. C.R. Acad. Sci., Paris, t. 254, p. 2671-2673.

MARTEIL L. (1960) - Ecologie des huîtres du Morbihan Ostrea L. et Gryphaea angulata LMK. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 24, (3), p. 329-446.

MEDCOF J.C. (1961) - Oyster farming in the maritime. Fish. Res. Board Canada, 131, p. 1-158.

MERRILL A.S. & BURCH J.B. (1960) - Hermaphroditism in the scallop, Placopecten magellanicus Gm. Biol. Bull., 119, p. 197-201.

MILEIKOVSKY S.A. (1969) - About the relation between the breeding and the spawning of Marine bottom Invertebrates with Pelagie development and their Interspecial. Interrelations as adults in bottom communities and as larvae in plancton. Limnologia, 7, (1), p. 181-183.

NEEDLER A.B. (1932) - Sex reversal in Ostrea virginica. Contr. Can. Biol. Fish, 7, p. 285.

NEEDLER A.B. (1932) - Sex relation oysters of known age. Prog. Rep. Atlantic Biol. Stat., 7, p. 49.

NEEDLER A.B. (1942) - Sex reversal in individual oysters. J. Fish. Res. Board Canada, 5, p. 361-364.

NELSON J.C. & ALLISON J.B. (1940) - On the nature and the action of Diantlin, a nero hormone like substance carried by the spermatozoa of the Oysters. J. Exp. Zool., 85, 2, p. 299-338.

OCKELMANN K.W. (1965) - Redescription, distribution, biology and dimorphous sperm of Montacuta tenella Low. (Moll. Leptonacea). Ophelia, 2, (I), p. 211-222.

OKADA K. (1935) - Some notes Musculinum heterodon Philb., a freshwater bivalve. Sc. Rept. Tohokn Imp. Univ., p. 1-25.

ORTON J.H. (1927 a) - Observations and experiment on sex change in the European Oyster (Ostrea edulis). I. The change from femele to male. J. mar. Biol. Ass. U.K., 14, p. 967-1045.

ORTON J.H. (1927 b) - A note on the physiology of sex and sex determination. J. mar. Biol. Ass. U.K., 14, p. 1047-1055.

ORTON J.H. (1933) - Observations and experiment a sex change in the European Oyster (Ostrea edulis). J. mar. Biol. Ass. U.K., 16, p. 1-54.

PATEL B. & CRISP D.J. (1960) - The influence of temperature on the breeding and moulting activities of some warm water operculte barnacles. J. mar. Biol. Ass. U.K., 39, p. 667-680.

PELSENEER M.J. (1894) - Hermaphroditism in Mollusca. Quart. J. Micr. Sci., 37, p. 19-46.

QUAYLE D.B. (1943) - Sex gonad development and seasonal gonad changes in Paphia (Tapes) staminea Conrad. J. Fish. Res. Board Canada, 4, (2), p. 140-151.

REDDIAH K. (1962) - The sexuality and spawing of manx Pectinids. J. mar. Biol. Ass. U.K., 42, p. 683-703.

RENZONI A. (1960) - Observazioni sulle gonadi di mitilo Mytilus galloprovincialis LMK. I. variazono stagionali del glicogeno. Publ. Stat. Zool., Napoli, 32, p. 10-16.

RENZONI A. (1961 a) - Il periodo di gametogenesi e deposizione in Ostrea edulis L. Bool. Zool., 28, (2), p. 545-551.

RENZONI A. (1961 b) - Variazioni istologiche stagionali delle gonadi di Mytilus galloprovincialis LMK in rapporto al cido riproductivo. Riv. Biol., 54, (I), p. 45-59.

RENZONI A. (1962) - Ulteriori dati sul cido biologica ripproduttivo di Mytilus galloprovincialis LMK. Riv. Biol., 55, (1-2), p. 37-47.

ROPES J.W. (1968) - Reproductive cycle of the surf clam, Spirula solidissima, in off shore. New Jersey Biol. Bull., 135, (2), p. 349.

ROPES J.W. & STICKNEY A.P. (1965) - Reproductive cycle of Mya arenaria in New England Biol. Bull., 128, (2), p. 315-328.

SASKENA S.R. (1950) - Studies on sex in Ostrea edulis L. Publ. Stat. Zool., Napoli, 12, p. 327-339.

SASTRY A.N. (1963) - Reproduction of the Bay Scallop, Aequipecten irradians LMK. Influence of temperature on maturation and spawning. Biol. Bull., 125, (I), p. 146-153.

SASTRY A.N. (1968) - The relationships among food, temperature and gonad development of the Bay Scallops Aequipecten irradians LMK. Physiol. Zool., 41, (I), p. 44-53.

SAVAGE R.E. (1956) - The great spatfull of Mussels (Mytilus edulis L.) in the river of couway estuary in spring 1940. Fish Invest., ser. II, 20, (7), p. 1-22

SAVILOV A.I. (1953) - La croissance des invertébrés Mytilus edulis L. Mya arenaria L. et Balanus balanoïdes L. en Mer Blanche. C.R. trav. Inst. Océan. Acad. Sc. U.R.S.S., 7, p. 198-259.

SCHLIEPER C. (1955) - Uber die Physiologischen Wirk ungen des Brackwassers. Kieler Meeresforsch, II, p. 22-32.

SCHLIEPER C. (1956) - Comparative study of Asterias rubens MULL. and Mytilus edulis from the Nord sea and the Western Baltic sea. Ann. Biol., Paris, 33, p. 117-127.

SPARCK R. (1924) - Studies on the biology of the Oyster Ostrea edulis L. in the limfjord with special references to the influence of the temperature on the sex change. Rep. Dan. Biol. Stat., 30, p. 1-84.

SPARCK R. (1936) - On the relation on between metabolism and temperature in some marine lamellibranchs and its zoogeographical significance. K. Danske vidensk.selsk.biol. m medd., 13, p. 1-27.

SUGIURA Y. (1962) - Electrical induction of sparoning in two marine invertebrates (Urechis unicintus, hermaphroditic Mytilus edulis). Biol. Bull., 123, (I), p. 203-206.

THORSON G. (1950) - Ecology and larvae development of marine invertebrates. Biol. Rev., 25, p. 1-45.

TRANTER D.J. (1958 a) - Reproduction in Australian pearl oysters.I. Pinctada albina LMK Primary gonad development. Australian J. Mar. Fresh. Res., 9, p. 135-143.

TRANTER D.J.(1958b)-II. Pinctada albina LMK gametogenesis. Australian J. Mar. Fresh. Res., 9, p. 144-158.

TRANTER D.J. (1958 c) - III. Pinctada albina LMK : Breeding season and sexuality. Australian J. Mar. Fresh. Res., 9, p. 191-216.

TRANTER D.J. (1958 d) - IV. Pinctada margaritifera L. Australian J. Mar. Fresh. Res., 9, p. 509-525.

TRANTER D.J. (1959 e) -V. Pinctada fucata Gould. J. Mar. Fresh. Res., 10, p. 45-66.

TURNER R.D. (1966) - A survery and illustrated Catalogue of the Teredinidae (Mollusca Bivalvia). The Museum of Comparative Zoology, Harvard Univ., p. 1-265.

TURNER H. & HANKS (1960) - Experimental stimulation of gametogenesis in Hydroïdes dianthus et Pecten irradians during winter. Biol. Bull., 119, p. 145-152.

VERNBERG F.J. & SCHLIEPER C. & SCHEIDER D.E. (1962) - The influence of temperature and salinity on ciliary activity of excised gill tissue of Molluscs from North Carolina. Comp. Biochem. Physiol., 8, p. 271-285.

VERWEY J. (1952) - On the ecology and distribution of cockle and mussels in the Dutch Waddensea. Arch. Neerl. Zool., 10, p. 170-239.

VILELA H. (1952) - Sobre biologia da Amejoa (Tapes decussatus). Fr. Stat. Biol., Lisboa - 1952.

VILELA H. (1954) - Contribution pour la reconnaissance de la reproduction des huîtres portugaises, Gryphaea angulata LMK. Sep. Rev. Fac. Cienc., Lisboa, 2a, ser. C, 4, (1), p. 187-214.

WEISENSEE H. (1916) - Die geschlechtsverhältnisse und der Geschlechtsapparat bei Anodonta. Zeitch Wiss. Zool., 115.

WILBUR M. & C.M. YONGE (1964) - Physiology of Mollusca. T. I Acad. Press.

WILBUR M. & C.M. YONGE (1966) - Physiology of Mollusca. T. II Acad. Press.

WILLAMS C. (1969) - The effect of Mytilicola intestinalis on the biochemical composition of Mussels. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 49, p. 161-173.

YONGE C.M. (1926) - Protandry in Teredo norvegica. Quart. J. Micr. Sci., 70, p. 391-394.

YOUNG R.T. (1942)- Spawning season of the Californian sea mussel (Mytilus californianus Conrad). Ecol., 23, p. 490-492.

YOUNG R.T. (1946) - Stimulation of spawing in the Mussel (Mytilus californianus Conrad). Ecol., 26, p. 58-69.

Bibliographie (Gastéropodes)

BERRY A.J. (1961) - Some factors affecting the distribution of Littorina saxatilis (OLIVIER). J. Anim. Ecol., 30, p. 27-45.

BOUILLON J. (1956) - Influence of temperature on the histological evolution of the ovotestis of Cepaea nemoralis L. Nature, n° 177, p. 142-143.

CHOQUET M. (1966) - Biologie de Patella vulgata L. dans le Boulonnais. Cahiers Biol. Mar., 7, p. 1-22.

CHOQUET M. (1969) - Contribution à l'étude du cycle biologique et de l'inversion du sexe chez Patella vulgata L. (Moll. Gast. Prosobranche). Thèse Sci., Lille, n° 182, 234 p.

DE WIT W.F. (1965) - Some observations on the reproduction of Bythynia leachi SHEPP. Basteria, 24, (1-4), p. 72-75.

FRANK G.H. (1963) - Some factors affecting the fecundity of Bianphalaria pfeifferi KRAUSS in glass aquaria. Bull. World HLTH Organ, 29 (4), p. 531-537.

GABE M. (1965) - Données morphologiques et histologiques sur l'appareil génital mâle des Hétéropodes (Gastéropodes Prosobranches). Z. Morph. Okol., 55, p. 1024-1079.

GALLIEN L. & LAREMBERGUE M. de (1938) - Biologie et sexualité de Lacuna pallida (DA COSTA) Littoridal. Trav. Stat. Zool., Wimereux, 13, p. 293-306.

JOOSSE J., BOER M.H., CORNELISSE C.J. (1968) - Gametogenesis and oviposition in Lymnaea stagnalis as influenced by gamma irradiation and hunger. Symp. Zool. Soc., London, 22, p. 213-235.

KESSEL M.M. (1964) - Reproduction and larvae development of Acmaea testridinalis MILL. Biol. Bull., 127, (2), p. 294-303.

LEBRETON J. (1969) - Analyse expérimentale comparée des facteurs déterminants le cycle du tractus génital mâle chez un Gastéropode hermaphrodite Crepidula fornicata PHIL. et chez un Gastéropode gonochorique Littorina littorea L. Thèse Sci., Caen, 1969.

LEBOUR M.V. (1937) - The eggs and larvae of the british prosobranches with reference to those living in the plankton. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 22, p. 105-166.

LINKE O. (1933) - Morphologie und physiologie des genitales apparates der Nordsee littorinen Wissesch Meeruntrsuch. Abt. Helgoland, 19, p. 1-62.

LINKE O. (1934) - Bertrage zur sexual biologie der L. Littorinen. Z. Mor. h. Dekol Tierre, 28, p. 170-177.

LUBET P. & STREIFF W. (1969) - Etude expérimentale de l'action des ganglions nerveux sur la morphogenèse du pénis et l'activité génitale de Crepidula fornicata PHIL. Cours et Doc. de Biol., Gordon et Breach édit., Paris, I, p. 141-159.

LUSIS O. (1966) - Changes induced in the reproductive system of Arion ater rufus L. by varying environmental conditions. Proc. Malacol. Soc., London, 37, (I), p. 19-26.

ORTON J.H. & SOUTHWARD A.J. (1961) - Studies on the Biology of limpets IV The breeding of Patella depressa PEUNANT on the North Cornish Coast. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 41, p. 653-662.

PALANT B., FISHELSON M. (1968) - Littorina punctata GMELIN and L. nerinoides L. from Israel : Ecology and animal cycle of genital system. Isr. J. Zool., 17, (2-3), p. 145-160.

RUSSEL E.S. (1907) - Environmental studies on the limpet. Proc. Zool. Soc., London, p. 856-870.

SACCHI C.F. (1969) - Recherche sur l'écologie comparée de Littorina obtusata L. et de Littorina mariae SACCHI et RAST (Gastropoda, Prosobranchia) en Galice et en Bretagne. Inv. Pesq., 33, (I), p. 381-414.

SCHELTEMA R.S. (1967) - The relationships of temperature to the larvae development of Nassarius obsoletus. Biol. Bull., 132, (2), p. 253-265.

STREIFF W. (1960) - Observations sur l'accouplement de Calyptraea sinensis L. Bull. Soc. Hist. Nat., Toulouse, 95, (4), p. 366-369.

STREIFF W. (1967) - Recherches cytologiques et endocrinologiques sur le cycle sexuel de Calyptraea sinensis L. Moll. Prosobranche hermaphrodite protandre. Thèse Sci., Toulouse, n° 294, 261 p.

TARDY J. (1969) - Etude systématique et biologique sur trois espèces d'aeolidielles des côtes européennes (Gastéropodes nudibranches). Bull. Inst. Océanog., Monaco, 68, (1389), p. 1-40.

WALNE P.R. (1956) - The biology and the distribution of the slipper limpet Crepidula fornicata in Essex rivers. Fish. Invest., London, 20, (6), p. 1-50.

WYATT H.V. (1961) - The reproduction, growth and distribution of Calyptraea sinensis L. J. animal Ecol., G.B. 30, (2), p. 283-302.

Table des matières

Haliotis, vol. 1, n° 2, p. 151-166,(1971).

EMBRYOLOGIE ET ORGANOGENESE SEXUELLE

*par J. P. Tardy**

Résumé : Cette étude comporte l'analyse de l'origine et de la mise en place de la gonade, l'analyse de l'origine et de la morphologie des tractus génitaux, enfin une étude expérimentale de l'organogenèse régénérative et l'analyse de son déterminisme.

A - EMBRYOLOGIE ET ORGANOGENESE NATURELLE

Une parfaite connaissance des processus naturels qui conduisent à l'élaboration d'appareils génitaux aussi variés que ceux des Mollusques est nécessaire à la compréhension des résultats expérimentaux et des mécanismes régissant leur fonctionnement.

C'est pourquoi, après avoir étudié le cas des Nudibranches, je rappellerai les grandes lignes de l'organogenèse de l'appareil génital tel qu'on le conçoit actuellement au travers de l'ensemble des Mollusques avant de rapporter et d'interpréter les résultats d'expériences pratiquées sur l'appareil reproducteur

Cette étude portera sur des Gastéropodes hermaphrodites, les Nudibranches et plus précisément Aeolidiella alderi.

I - *Appareil génital chez les Aeolidiidae ; rappel anatomique*

L'appareil génital des Aeolidiidae est très homogène par sa structure anatomique et histologique (fig. 1).

1°) - LA GONADE

C'est une glande en grappe allongée très volumineuse située entre la sole pédieuse et l'estomac. Elle est déprimée par une gouttière dorsale où serpentent le canal hermaphrodite, l'artère génitale et leurs ramifications.

Chaque follicule est constitué de nombreux acini mixtes, qui évacuent les produits génitaux, par l'intermédiaire d'un canal collecteur commun, en entonnoir, se jetant dans le canal hermaphrodite.

2°) - LE CANAL HERMAPHRODITE

En aval de toutes ramifications provenant des follicules, c'est un canal grêle et transparent capable de se distendre considérablement au passage des ovocytes. Peu après avoir quitté la gona-

* Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Poitiers.

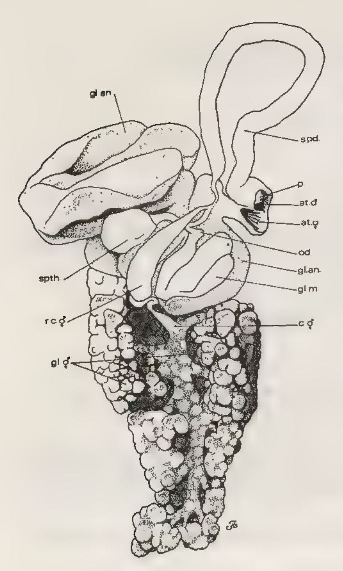


Fig. 1 - Appareil génital de Aeolidiella alderi adulte.

at. ♀ : atrium femelle
at. ♂ : atrium mâle
c ⚥ : canal hermaphrodite
gl. an. : glande annexe
gl. ⚥ : glande hermaphrodite
gl. m. : glande muqueuse
od. : oviducte
p. : pénis
r. c. ⚥ : renflement du canal hermaphrodite (= vésicule séminale)
spd : spermiducte
spth : glande gamétolytique

de, il se renfle pour former l'ampoule, ou vésicule séminale qui s'enroule sur elle-même. Elle est le plus souvent bourrée de spermatozoïdes.

Le canal hermaphrodite retrouve ensuite son diamètre initial d'environ 20 à 30 μ . Il se bifurque alors en voies mâle et femelle.

3°) - VOIE MALE

D'abord de très faible diamètre, le spermiducte grossit considérablement et forme un long tube plus ou moins lové sur lui-même ; il est constitué de deux zones secrétrices histologiquement bien distinctes. Elles sont à l'origine de la formation de réserves et de l'enveloppe des spermatophores (Tardy, 1965).

Le spermiducte, près de l'atrium, est enveloppé de fibres musculaires de plus en plus nombreuses ; il se dilate en une poche contenant le pénis érectile, inerme, susceptible de faire saillie hors du corps.

4°) - VOIE FEMELLE

Peu après le carrefour hermaphrodite, l'oviducte, assez grêle, s'abouche avec le canal desservant la glande gamétolytique située auprès de la vésicule séminale. Le conduit mixte qui fait suite à l'oviducte proprement dit plonge rapidement dans les glandes responsables de la formation des diverses enveloppes de la ponte.

La glande "nidamentaire" se replie en une gouttière dorsale où se logent la vésicule séminale, la glande gamétolytique, le carrefour hermaphrodite et la glande "muqueuse".

La glande nidamentaire débouche directement dans l'atrium génital, juste en arrière de l'orifice mâle.

II - Organogenèse et cytologie de l'appareil génital chez les Aeolidiacés et Dendronotacés

Contrairement à la majorité des Nudibranches de nos régions (95 %) qui donnent des véligères planctotrophes, Aeolidiella alderi et Amphorina doriae ont des véligères lécitotrophes Chez la dernière il existe une phase pélagique de dispersion (Tardy, 1962 a, 1969 b), chez la première tout le développement est benthique (Tardy 1962 b, 1969 a et b).

1°) - AEOLIDIELLA ALDERI

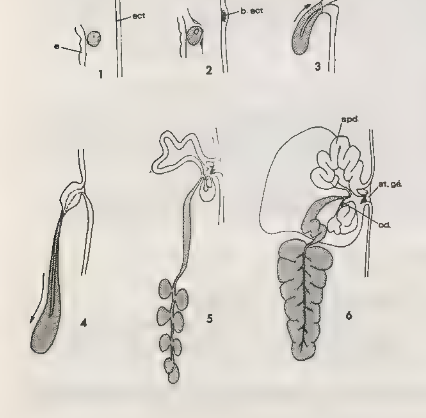


Fig. 2 - Organogenèse de l'appareil génital d'Aeolidiella alderi

en grisé, portion d'origine mésodermique ;
at. gé. : atrium génital ;
b. ect. . bourgeon ectodermique ;
e : épithélium de la poche stomacale ;
ect. : ectoderme ;
od. .oviducte ;
spd : spermiducte.

La première ébauche génitale apparaît chez la larve post-véligère âgée d'environ 17 jours sous la forme d'un petit massif arrondi de 15 μ de diamètre, constitué de six à huit cellules, situé en avant de l'anse intestinale. Cette ébauche subsistera sans évolution apparente, jusqu'à ce que la larve limapontioïde ait atteint 1,2 mm. L'ébauche gonadique, jusque là massive, se creuse d'une lumière et devient ovoïde. Aucune figure ne permet d'y reconnaître des gonocytes.

Peu après, dans l'ectoderme, légèrement en avant et un peu plus bas, une multiplication cellulaire active apparaît, délimitant un petit bourgeon qui enfonce bientôt la basale.

La liaison entre les parties ectodermique et mésodermique se réalise très vite près de l'ectoderme. En même temps, le bourgeon ectodermique se creuse d'une lumière qui s'ouvre peu après son accolement avec le tube mésodermique, en continuité avec la lumière de ce dernier.

La partie profonde du massif mésodermique prolifère et s'enfonce vers l'arrière entre le rein définitif et l'estomac, puis sous la glande digestive gauche où elle forme la gonade, d'abord sous forme d'une plage massive. Elle ne prendra sa forme lobée en follicules que progressivement. En même temps, la portion mésodermique responsable de la jonction s'étire considérablement. Elle forme le canal hermaphrodite et la vésicule séminale qui s'élargit très rapidement. Celle-ci est alors en contact direct avec le bourgeon ectodermique qui progresse assez lentement mais régulièrement, repoussant vers l'arrière la partie mésodermique, pour former avec l'adjonction d'éléments mésenchymateux, musculaires et nerveux, les tractus mâle et femelle et la glande gamétolytique.

Ainsi l'appareil génital a une double origine ; une portion mésodermique, qui correspond à la gonade, au canal hermaphrodite et à la vésicule séminale et une portion ectodermique, responsable de la formation du reste du tractus. Cette évolution est schématisée par la figure 2 où la partie d'origine mésodermique est en pointillés.

2°) - AMPHORINA DORIAE

Chez Amphorina doriae, espèce assez éloignée de la précédente, j'ai pu noter également cette double origine.

3°) - TRINCHESIA GRANOSA

N. Schönnenberger (1969) a montré, là aussi, une organogenèse très semblable.

4°) - TRITONIA HOMBERGI (DENDRONOTACEA)

Thompson (1962) est le premier à signaler l'existence d'une double ébauche formant l'appareil génital chez un Nudibranche, T. hombergi. Le bourgeon mésodermique a une situation et une évolution comparables à celles que j'ai pu observer chez les Aeolidiacés.

III - Etude cytologique de la gonade et du canal hermaphrodite, au cours de l'organogenèse et chez l'adulte des Aeolidiidae.

1°) - LORS DES PREMIERES PHASES DE L'ORGANOGENESE

L'observation de l'ébauche montre qu'elle est constituée d'un massif de cellules d'aspect banal au début. Plus tard, lors de la prolifération du tube mésodermique vers l'arrière, apparaîtront des éléments que l'on pourra assimiler aux gonocytes.

2°) - PREMIERES ETAPES DE LA GAMETOGENESE ET EVOLUTION ULTERIEURE

Les faits saillants de cette évolution sont les suivants.

- La plage massive de gonocytes émet des lobes où se différencient très tôt les éléments mâles et femelles. Ces lobes se creusent d'une lumière où pourra s'effectuer la spermatogenèse par élargissement, redistribution des éléments et émission des spermatogonies abortives.

- Dans le gonoducte mésodermique, une émission semblable mais moins importante a lieu simultanément. Des ovocytes apparaissent par place ; ils semblent voués au même sort. Dans l'épithélium encore mal différencié, des cellules ont un aspect de gonocyte.

- Chez l'adulte, on observe encore des émissions de spermatogonies ; quelques rares éléments assimilables à des gonocytes subsistent parfois, mais l'épithélium est principalement cilié et sécréteur.

- L'épithélium germinatif n'apparaît pas comme un tissu de structure et de position bien définies

IV - Discussion et conclusions

L'organogenèse sexuelle s'établit selon des processus très semblables chez tous les Mollusques (Tardy, 1970) C'est seulement chez les Pulmonés (principalement Stylommatophores) que les faits sont controversés. Il est fort possible que chez eux, l'individualisation de la gonade et des gonocytes n'apparaissent pas distinctement avant la jonction des ébauches. Si nous admettons cette hypothèse, nous pouvons considérer que l'organogenèse de l'appareil génital des Mollusques s'établit selon le schéma général suivant :

Dans toutes les classes, existe un bourgeon mésodermique plus ou moins distinct qui croît dans deux directions opposées : la première, vers l'extérieur, est un mouvement de peu d'ampleur. Il aboutit à la formation du gonoducte mésodermique. Le second, plus important, donne naissance à la gonade par une intense prolifération vers l'intérieur.

Chez les formes primitives, à fécondation externe, l'appareil génital est constitué de ces seules proliférations mésodermiques

Chez les espèces plus évoluées, deux formations ectodermiques distinctes complètent l'appareil génital : d'une part une portion palléale (probablement la seule présente dans le cas du tractus femelle) qui est généralement glandulaire ; d'autre part, une portion extra-palléale qui semble donner la partie distale du spermiducte et le complexe pénial.

Parmi les plus évolués de ce point de vue, on constate :

- une individualisation progressive des canaux qui donne, selon que les animaux sont gonochoriques ou hermaphrodites, soit un spermiducte, un oviducte (ou un oviducte et un conduit vaginal), soit l'ensemble ;

- chez les formes hermaphrodites les plus évoluées le complexe pénial et la partie distale du tractus femelle se rapprochent, les divers orifices pouvant s'ouvrir dans une même crypte ;

- des formations ectodermiques secondaires peuvent parfois apparaître

Enfin chez les Aeolidiidae quelques faits marquants sont mis en évidence :

- il n'y a pas de relation entre la croissance somatique et la maturité sexuelle qui dépendent essentiellement de facteurs extrinsèques ;

- il n'en existe pas non plus entre la spermatogenèse et l'ovogenèse, bien que ces Nudibranches soient toujours protérandriques ;

- il y a une émission de spermatogonies atypiques et de quelques ovocytes à partir de tout le tissu mésodermique et ce phénomène est particulièrement important chez les individus juvéniles ;

- les cellules qui forment l'épithélium du gonoducte mésodermique sont, lors de leur différenciation, nettement ambivalentes, l'engagement dans la lignée germinale ou somatique n'apparaît pas alors précisément marqué.

B - LES FAITS D'EXPERIMENTATION : CASTRATION ET ORGANOGENESE REGENERATIVE, ORIGINE DE LA NOUVELLE GONADE. DETERMINISME REGENERATIF.

L'ablation de la gonade n'a été réalisée, à ma connaissance, que chez les Pulmonés et les Nudibranches.

I - Chez les Pulmonés

La majorité des travaux porte sur cette sous-classe. Seuls P. Laviolette (1954) sur Arion et quelques Limacidae et P. Brisson (1970) sur divers Basommatophores, principalement Bulinus truncatus, ont suivi la régénération d'une néogonade à l'extrémité du canal hermaphrodite réséqué.

Les processus régénératifs sont très semblables : après la cicatrisation se forment un saccule ou des digitations terminées par des cryptes. Dans le saccule, comme dans les cryptes, apparaissent ensuite les éléments germinaux.

Les observations de ces auteurs les conduisent à considérer que c'est bien l'épithélium du canal hermaphrodite qui est responsable par sa propriété exceptionnelle de métaplasie de reconstituer une gonade. L'un des arguments les plus convaincants en faveur de ce processus est apporté par P. Laviolette qui a pu montrer qu'une irradiation massive aux rayons X n'empêche pas la régénération germinale après castration chez Arion rufus, ni à partir du canal hermaphrodite réséqué, ni à partir d'un implant.

Pour P. Brisson, il semblerait que chez les Basommatophores, la régénération dépende de la qualité des tissus excisés ; en effet, la vésicule séminale n'est généralement pas susceptible de restaurer la lignée germinale.

Dans la discussion nous envisagerons l'interprétation de ces résultats en regard de ceux que j'ai obtenus chez les Nudibranches.

II - Chez les Nudibranches Aeolidiidae

1°) - LA REGENERATION GERMINALE ET SES LIMITES

a) Types d'opérations pratiquées

Partant des faits observés lors de l'organogenèse de l'appareil génital chez Ae. alderi, il était possible de reconsidérer le problème de la régénération après castration chirurgicale et de l'étendre aux divers Aeolidiidae que j'ai pu élever (Ae. alderi), ou récolter (Ae. glauca, Ae. sanguinea et Aeolidia papillosa).

Dans un premier temps, j'ai pratiqué sur ces espèces les opérations suivantes.

- Opération de type E : ablation de la gonade et du canal hermaphrodite en aval de tout confluent avec les canaux provenant des différents follicules hermaphrodites.

- Opération de type FT : ablation de la gonade, du canal hermaphrodite et d'une portion de la vésicule séminale sectionnée en laissant environ la moitié ou les deux tiers de sa longueur.

- Opération de type F : ablation de la gonade, du canal hermaphrodite et de la vésicule séminale jusqu'au niveau du carrefour hermaphrodite où a été effectuée la section.

Les divers types d'opération sont résumés par le schéma de la fig. 3.

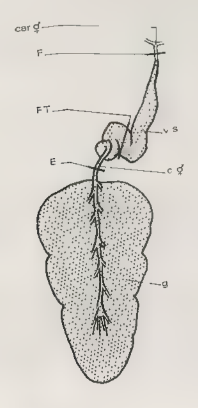


Fig. 3 - Schéma des types principaux d'opération réalisés sur les Aeolidiidae.

(Seule a été représentée la partie de l'appareil génital située en amont du carrefour hermaphrodite).

En pointillé, la portion d'origine mésodermique.

E, F, FT, niveau de section pratiqué respectivement pour les opérations E, F et FT ;
c. ☿ : canal hermaphrodite ;
car. ☿ : carrefour hermaphrodite ;
g : gonade ;
V. S. : vésicule séminale.

b) Résultats globaux

Les opérations de type E sont suivies de régénération dans 85 % des cas sur une soixantaine d'opérés, de 45 % pour les opérations de type FT et de moins de 5 % dans le cas du type F.

Cette régénération aboutit à la formation d'une nouvelle gonade parfaitement normale et fonctionnelle à l'extrémité du canal hermaphrodite réséqué. Des pontes normales ont été déposées par des individus ainsi opérés. Ainsi, le pourcentage de régénération germinale est proportionnel à la longueur de la portion du canal hermaphrodite c'est-à-dire de tissu mésodermique laissé en place.

c) Etude chronologique et cytologique de la régénération

Des différences sont apparues par rapport à ce qu'a noté P. Laviolette chez Arion rufus

L'apparition de "gonocytes" est presqu'instantánée et précède l'apparition des cryptes. Ils prolifèrent et envahissent dans un mouvement centrifuge le conjonctif qui les entoure.

Il peut y avoir des variations considérables dans le degré d'évolution du régénérat, en relation avec des facteurs externes qui restent à préciser.

Malgré ces variations nous pouvons retrouver, plus ou moins nettement la plupart des étapes décrites par P. Laviolette et P. Brisson.

Etude critique de ces diverses phases.

- Oblitération du canal réséqué par le conjonctif et apparition des premiers "gonocytes" (stade I).

Dès le 6e jour apparaît, en continuité avec l'épithélium du canal hermaphrodite réséqué, une intense prolifération cellulaire dont les éléments s'enfoncent dans le conjonctif, vers l'arrière.

On y observe une transition entre les cellules épithéliales ciliées et des éléments sans ciliature. Le noyau de ces derniers s'est considérablement accru et peut être :

- soit oblong, à chromatine claire, sans nucléole bien apparent,

- soit ovoïde ou bien arrondi, à chromatine claire et nucléole assez gros et bien net. Dans ce cas, ces cellules sont tout à fait identiques à des gonocytes, d'autant plus que leur cytoplasme est très peu développé et basophile.

Discussion.

L'étude histologique amène à penser que le tissu conjonctif ne participe pas activement à la régénération et qu'au contraire, l'épithélium du canal hermaphrodite, proliférant en direction centrifuge, est à l'origine de la régénération germinale.

Il semble cependant très probable qu'une véritable dédifférenciation de cellules ciliées de l'épithélium du canal hermaphrodite, aboutisse à la néoformation d'une gonade, comme le pense P. Laviolette pour Arion.

- Etablissement de fusées de "gonocytes" dans le conjonctif hémocoelien (stade II).

Dès le 8e-10e jour, à partir du blastème de régénération vont se développer des fusées gonocytaires formant des cordons ou des tubes le plus souvent sans limites bien définies. Ils dessinent des arborisations qui se dirigent principalement vers l'arrière. Ces "gonocytes" s'insinuent dans les interstices du tissu conjonctif, formant des nodules de place en place. En même temps, le canal hermaphrodite s'allonge ; l'épithélium de sa portion la plus postérieure est constitué de "gonocytes" très serrés.

- Formation des cryptes (stade III).

Très tôt, les amas de cellules mésodermiques se creusent d'une lumière pour former des cryptes. Nous voyons apparaître une différence entre la régénération et l'organogenèse normale de la gonade : lors de l'organogenèse, l'ébauche des follicules est massive, bourrée de gonocytes ; ici, les follicules sont constitués de vastes cryptes tapissées par un épithélium germinatif continu ; elles ne contiennent que peu d'éléments différenciés et ne se peuplent qu'ultérieurement.

- Différenciation des lignées mâle et femelle (stade IV).

Les spermatocytes se distinguent les premiers ; les premiers ovocytes apparaissent parfois très tôt et le plus souvent, lorsque les cryptes sont formées, près du fond, avant que ne s'instaure la spermiogenèse. Mais l'ovogenèse dans sa phase de grand accroissement est lente et les premiers spermatozoïdes migrent dans la vésicule séminale bien avant que les premiers ovocytes soient mûrs , exactement comme cela se présente lors de l'organogenèse normale.

d) Influence de l'âge sur la régénération chez Ae. alderi

Il semble que la potentialité germinale subsiste à peu près tout au long de la vie de ces Mollusques. 90 % des individus opérés régénèrent en effet une gonade normale.

Discussion.

A l'exception de ces derniers, les résultats sont en accord avec ceux obtenus par P. La-

violette et P. Brisson, mais leur interprétation peut être envisagée différemment, compte tenu des données de l'organogenèse de l'appareil génital. Puisque vésicule séminale et canal hermaphrodite, d'après leur origine embryologique normale, sont en liaison avec l'ébauche gonadique, l'obtention de régénération en E et FT, à partir semble-t-il de ces éléments -tandis qu'en F il n'y en a pas- nous paraît devoir être interprétée comme une manifestation provoquée de leur potentialité gonadique.

Le pourcentage relativement faible de régénération en FT n'est pas pour surprendre : moins l'intervention laisse de tissu "potentiellement gonadique", moins il y a de chances de régénération de la gonade. Par contre, la persistance de la potentialité germinale chez les individus âgés est assez singulière et contraire aux observations faites chez les Pulmonés.

2°) - ANALYSE EXPERIMENTALE DE LA REGENERATION

a) Résultats obtenus à la suite d'opérations de type G (homogreffe) et R (autogreffe) du segment de canal hermaphrodite E-F sur des individus complètement castrés (type F)

Ces opérations permettent de préciser le rôle du canal hermaphrodite et de la vésicule séminale dans la régénération.

Les opérations de type G ont été réalisées en deux temps : castration totale, suivie un mois plus tard de l'implantation. Les opérations de type R ont été réalisées en un seul temps en pratiquant une opération de type E, puis en sectionnant le canal hermaphrodite en F, tout en conservant les adhérences du tronçon E-F avec le reste du corps de l'animal

Les opérations de type G rendent compte que le greffon séparé de son innervation, de l'artère génitale et implanté dans des régions différentes, est capable de former une nouvelle gonade chez le porte-greffe. Dans 75 % des cas pour ces opérations de type G, se forme à partir de l'implantat, des cryptes génitales où se différencient des gonocytes

Le pourcentage de régénération dans le cas des opérations de type R a été exceptionnel : 100 % sur une douzaine d'opérés. Les conditions doivent être, en effet, plus favorables que pour le type G ou E : même si l'artère génitale et les nerfs ont été coupés, le "greffon" reste en place et garde sa position normale.

Discussion

Comme le laissaient prévoir les opérations précédentes (E, F. T et F),le canal hermaphrodite est bien à l'origine de la formation de la nouvelle gonade à la suite de la levée d'inhibition qu'entraîne, semble-t-il, la gonadectomie.

b) Résultats obtenus à la suite d'opérations de type N (section du canal hermaphrodite sans gonadectomie) et de type S (implantation de la portion E-F de canal hermaphrodite à des individus indemnes).

- TYPE N : La section du canal hermaphrodite, non suivie de castration, n'a jamais abouti à la régénération d'une gonade fonctionnelle à partir de la section ; par contre, de nombreuses figures de gonocytes primordiaux sont généralement visibles dans les parties amont et aval du canal sectionné. Chez Ae. alderi (espèce autoféconde ou parthénogénétique) comme chez les Pulmonés Basommatophores, dans les mêmes conditions (Brisson, 1968), on observe la maturation des ovocytes et le développement intra-gonadique d'embryons.

A côté de ces opérations réussies, de nombreux cas montrent sur coupes une réparation plus ou moins parfaite

On décèle généralement chez les individus sacrifiés une quinzaine de jours après l'opération un début de régénération à l'extrémité aval du canal hermaphrodite avec parfois formation de cryptes.

Les individus sacrifiés 30 à 45 jours après l'opération montrent que cette prolifération involue par la suite et disparaît.

Discussion.

Au départ et pendant un laps de temps indéterminé, il ne semble pas apparaître d'inhibition de la régénération par la gonade. L'on retrouve comme dans les opérations E, un stade I (parfois un début de stade II) à l'extrémité aval du canal hermaphrodite, ainsi qu'à l'extrémité amont.

Par contre, lorsque la section s'avère définitive, il ne subsiste à partir d'une époque encore mal définie aucune trace de prolifération aux extrémités amont et aval du canal hermaphrodite sectionné ; cependant de nombreux gonocytes apparaissent nettement dans l'épithélium des deux portions amont et aval de ce canal. On assiste alors dans la gonade, à la maturation sur place des ovocytes et même aux premiers stades de clivage d'embryons (chez Ae. alderi du moins). Il y a vraisemblablement une inhibition réalisée sans doute par l'augmentation du volume de la gonade isolée et des phénomènes qui s'y déroulent alors.

Dans le cas où se reforme un canal hermaphrodite fonctionnel, nous retrouvons les structures normales de l'animal indemne après réorganisation, comme on pouvait s'y attendre.

Nous pouvons dire qu'au moins pour une partie des cellules que j'ai appelées "gonocytes", la différenciation n'est pas encore définitivement acquise et qu'elles retournent à leur état initial de cellules somatiques ciliées. Les autres restent vraisemblablement à l'état de "gonies potentielles" ou bien sont évacuées comme cela se produit chez les individus jeunes et normaux.

- TYPE S : Des homogreffes de la portion E-F du canal hermaphrodite à des individus indemnes aboutissent à des différenciations en initiales germinales avec cryptes, par prolifération et même à la formation d'éléments sexuels mûrs.

Les opérations S montrent une certaine polarité de la régénération à partir de la section du canal hermaphrodite en E, mais des fusées gonocytaires se produisaient aussi un peu plus tard à partir de points quelconques de l'épithélium de la vésicule séminale.

Dans ce cas, on assiste autour de l'invagination à une véritable dédifférenciation qui gagne de proche en proche les cellules épithéliales assez hautes qui se transforment : on aboutit à la formation de "néo-gonocytes" qui vont induire la formation des cryptes.

Essai d'interprétation des opérations N et S.

Les opérations de type S tendent à prouver que ce n'est pas la présence de la gonade qui inhibe la formation du régénérat, du moins directement. Il semble bien que le porte-greffe reste tout à fait neutre vis-à-vis du greffon, du moins aussi longtemps que j'ai pu conserver mes individus en expérience, sans doute parce que leur appareil génital fonctionnait normalement.

Dans le cas des expériences réussies de type N, où il y a eu inhibition à la suite de l'hypertrophie de la gonade isolée, une régulation par une substance sans doute humorale pourrait intervenir. Elle aboutirait à freiner dans cet organe la prolifération des éléments sexuels et stopperait, par la même occasion, la régénération germinale aux lèvres de la section.

L'inhibition par la gonade semble donc un phénomène complexe qui n'apparaît pas au début, mais à la fin de la maturation de la gonade isolée, ou bien chez les individus qui se réorganisent normalement.

Enfin, l'étude cytologique des opérations S tend à montrer également qu'il existe bien, avant la multiplication intense, une dédifférenciation nette de l'épithélium cilié de la vésicule séminale.

Ces expériences mettent en évidence la plasticité des éléments du canal hermaphrodite.

c) Résultats obtenus dans le cas des opérations de type O (hétérogreffe du segment de canal hermaphrodite E-F sur des individus complètement castrés (type F).

Ce type d'opération a été effectué de façon croisée entre les espèces dont les éléments germinaux mûrs diffèrent morphologiquement. En effet, les spermatozoïdes mûrs d'Aeolidiella alderi ont une tête pyriforme, ceux d'Ae. glauca et sanguinea ont une tête allongée, enroulée en tire-bouchon ; enfin les ovocytes, à maturité, ont un diamètre de l'ordre de 300 μ pour la première, de 120 μ pour les deux autres (Tardy, 1969 a).

Par conséquent, j'ai implanté à une Ae glauca castrée définitivement un canal hermaphrodite d'Ae alderi et inversement. J'ai répété cette opération avec Ae. sanguinea et Ae. alderi.

Seuls les implants de canal hermaphrodite de Ae. alderi à des Ae. glauca castrées ont abouti

L'hétérogreffe a donné une gonade parfaitement développée bien que sans connexions avec les voies génitales. Les ovocytes les plus avancés sont presque tous au début de leur grand accroissement. La spermatogenèse est intense et les spermatozoïdes mûrs s'entassent dans la vésicule séminale ; ils sont tous typiquement des spermatozoïdes de Ae. alderi à tête pyriforme. La taille des plus gros des ovocytes (220 à 240 μ) est bien supérieure à celle des ovocytes de l'espèce porte-greffe

Discussion.

Ces faits peuvent être interprétés de la façon suivante.

- Il est presque certain que les gonocytes proviennent du greffon, très vraisemblablement de l'épithélium du canal hermaphrodite puisque les éléments sexuels mûrs sont du type du donneur.

- Le porte-greffe ne semble pas avoir d'action apparente sur le modelage définitif des éléments sexuels mûrs issus du greffon, à moins que ce dernier n'induise un modelage du type du donneur, mais cette supposition ne paraît pas devoir être retenue. Elle semblerait encore plus hautement improbable si ce modelage se produisait sur les éléments totipotents du porte-greffe venant eux aussi coloniser les cryptes. Comme cela n'apparaît pas, l'origine de la lignée germinale à partir de ces éléments semble de moins en moins probable.

- Ces expériences semblent confirmer au contraire que l'épithélium du canal hermaphrodite et de la vésicule séminale forme un tissu très particulier dont une partie au moins des cellules conserve la potentialité germinale.

d) Cas de double régénération allochtone et autochtone chez Ae glauca.

Chez un des Ae. glauca porteurs d'un greffon d'Ae. alderi, à côté de la différenciation de l'implant en une gonade où les ovocytes étaient en phase de grand accroissement, le porte-greffe était lui-même en train de régénérer sa propre gonade à partir du canal hermaphrodite coupé sans doute en amont de F. Ce régénérat était au stade II.

Ce cas semble s'accorder avec ce que nous avons vu lors des opérations de type N et S où au moins au début, il n'y a pas de compétition entre greffon (ou canal sectionné) et gonade. Cette compétition ne semble apparaître qu'à partir de deux implants effectués en même temps. C'est ce qui semble ressortir également à la suite des expériences d'irradiation-implantation rapportées par P. Laviolette.

Il faut remarquer que l'opération F (castration complète) a eu lieu au moins 15 jours avant l'implantation : par conséquent, l'extrémité réséquée aurait dû avoir 15 jours d'avance. Dans ce cas, il y aurait eu très peu de chance pour que la greffe prenne.

Or l'implant de la portion E-F chez un individu indemne montre une prolifération plus intense en E, qui prend de l'avance sur toute prolifération se produisant en aval. Il semble donc bien exister de E à F un gradient qui se traduit à la fois par une diminution des chances de restauration et par un temps de latence plus ou moins long avant que ne se réalise la régénération.

Elle nous fait donc pressentir l'idée que le temps de latence avant régénération en réponse à la section, pourrait être inversement proportionnel à cette capacité.

CONCLUSIONS

Il ressort de l'étude de la régénération germinale chez les Aeolidiidae, que :

- les Aeolidiidae, après castration, sont susceptibles de régénérer une gonade fonctionnelle. Elle est très certainement issue de l'épithélium du canal hermaphrodite et de la vésicule séminale, prolifération de l'ébauche gonadique probablement d'origine mésodermique

- Cet épithélium, sous certaines conditions, redonne une gonade normale, même chez des individus séniles. Ceci lui confère une grande originalité qui est la conservation de la potentialité métaplasique de ce tissu tout au long de la vie.

- Cet épithélium possède longtemps une potentialité naturelle double puisqu'il montre, jusqu'à l'âge adulte chez beaucoup d'individus, des gonocytes, des spermatogonies et même, aux stades juvéniles, des ovocytes primaires parmi les cellules ciliées. Cette propriété se révèle expérimentalement chez l'adulte

- Des lésions dans cet épithélium provoquent l'apparition de "néogonocytes" qui peuvent persister un certain temps.

- La régénération germinale est principalement dûe à un phénomène de métaplasie, plutôt qu'à l'éveil et à la prolifération d'une réserve embryonnaire de gonocytes.

- Cependant il y aurait peut-être une capacité inductrice chez certaines cellules dont l'aspect serait celui de gonocytes

- La régénération germinale se présente comme n'importe quelle différenciation. Elle s'exprime par la variété des orientations que le tissu originel est capable de prendre sous l'influence des conditions imposées.

- Il semble bien exister un gradient de potentialité de régénération germinale qui serait nul en F puis augmenterait progressivement au fur et à mesure que l'on se rapprocherait de la gonade.

- L'inhibition de la différenciation de la lignée germinale à partir de ce tissu est un phénomène complexe, normal chez un individu indemne, anormal, sans doute grâce à une régulation humorale par rétro-action, dans le cas d'individus à gonade isolée puisqu'un greffon se développe chez les individus indemnes.

- Il y a compétition chez les individus porteurs de deux greffons implantés en même temps ; l'un d'eux est totalement éliminé dans tous les cas.

La conception de lignées somatique et germinale strictement séparées ne reflète donc pas chez les Aeolidiidae la réalité des faits observés.

DISCUSSION GENERALE

1°) - REGENERATION ET ORIGINE DE LA LIGNEE GERMINALE

Les résultats obtenus chez les Pulmonés et les Nudibranches conduisent aux mêmes conclusions.

- La stricte ablation de la gonade est très généralement suivie de sa régénération.

- Il paraît acquis que l'épithélium du canal hermaphrodite est responsable de la formation de la néo-gonade par intense prolifération.

- Cette restauration semble bien s'effectuer grâce à la métaplasie marquée des cellules ciliées de l'épithélium en question. D'ailleurs les processus normaux qui aboutissent à la formation des lignées germinales chez d'autres Invertébrés relèvent parfois de la différenciation de cellules aussi hautement différenciées. Chez les Spongiaires (Grantica compressa, Hippospongia communis), la lignée germinale dérive de choanocytes ; chez l'Hirudinée Glossiphonia complanata, la lignée mâle est issue de cellules ciliées (Damas, 1968).

- L'organogenèse de la gonade de régénération se réalise par des processus voisins de l'organogenèse naturelle.

- Les résultats de P. Brisson, invoquant la "qualité" du greffon chez les Basommatophores sont à rapprocher du "gradiant de potentialité régénérative" suggéré à propos des résultats obtenus chez les Nudibranches.

Chez ces derniers, cette potentialité semble indépendante de l'âge des opérés. Ceci est peut-être en relation avec les faits observés au cours de leur cycle naturel. Ces Mollusques meurent en effet alors que leurs fonctions reproductrices ne sont pas du tout altérées. Dans ces conditions on peut imaginer qu'en fin de vie ces animaux conservent intacte leur capacité de régénération germinale.

Les études embryologiques effectuées chez les Nudibranches (Tardy, 1969 b) rapprochent les Opisthobranches des Pulmonés ; elles donnent plus de poids à l'hypothèse d'une origine double de l'appareil génital chez ces derniers. Cette double origine est d'ailleurs générale à l'ensemble des Mollusques déposant des pontes tant soit peu élaborées, ainsi que le montre l'embryologie et aussi l'anatomie comparée (Tardy, 1970). L'homogénéité des résultats obtenus chez les Euthyneures en ce qui concerne la régénération germinale est un argument supplémentaire en faveur de cette double origine.

Quoiqu'il en soit, les résultats expérimentaux établissent clairement la capacité du gonoducte coelomique à rétablir la fonction gonadique sous certaines conditions, que nous allons essayer de préciser.

2°) - DETERMINISME DU PROCESSUS DE REGENERATION

L'analyse des séries expérimentales exposées préalablement permet une première approche des mécanismes régissant la régénération germinale.

La régénération à la suite de l'ablation de la gonade seule montre que cette dernière possède un pouvoir inhibiteur de la différenciation germinale sur l'épithélium du canal hermaphrodite, puisqu'elle le maintient sous son aspect somatique.

L'évolution d'implants de canal hermaphrodite en gonade chez des individus complètement castrés confirme cette idée.

Par contre, l'implantation d'un canal hermaphrodite à un individu indemne n'inhibe pas son évolution en gonade alors que le canal autochtone ne subit aucune modification. Donc il ne s'agit probablement pas d'une action hormonale, du moins à proprement parler. Il est possible que le flux des éléments sexuels et des substances émises par la gonade en tant que glande exocrine maintienne l'épithélium du canal évacuateur sous son aspect normal, alors que le greffon est soustrait à cette influence.

P. Brisson pense à une inhibition par contact ; les intéractions tissulaires peuvent évidemment être en cause

Il n'est pas exclu que la levée d'inhibition soit insuffisante pour provoquer la régénération germinale : un facteur mitogène est certainement nécessaire. On connaît déjà l'importance du facteur mitogène sur la multiplication des gonnies par les travaux de P. Lubet et W. Streiff (1968) et M. Choquet (1969) ; ce facteur est émis par les ganglions cérébroïdes.

De nouvelles recherches devraient permettre de préciser les intéractions qui régissent ces phénomènes

Bibliographie

Les références bibliographiques concernant cette étude se trouvent dans l'ouvrage de J. TARDY :

TARDY J. (1969) - Contribution à l'étude des Nudibranches. Thèse Sci., Poitiers, n° 3287, 196 p., 9 pl. h t.

Cette bibliographie peut être complétée par les références suivantes :

BRISSON P. (1970) - Contribution à l'étude des corrélations entre les différentes régions de l'appareil génital, par castration, ablation, implantation, chez quelques Mollusques Gastéropodes Pulmonés Basommatophores et principalement chez Bulinus truncatus (Audoin). Thèse Sci., Poitiers, Arch. orig. Centre documentation C.N.R.S., n° 4320, juin 1970, 154 p., 14 pl. h. t.

CHOQUET M. (1969) - Contribution à l'étude du cycle biologique et de l'inversion du sexe chez Patella vulgata L. (Mollusque Gastéropode Prosobranche). Thèse Sci., Lille, Arch. orig. Centre Documentation C.N.R.S., 234 p., 19 pl. h. t.

DAMAS D. (1968) - Les cellules germinales mâles de Glossiphonia complanata (L.), (Hirudinée, Rhynchobdelle). Origine, évolution et structure. Bull. Soc Zool. Fr., 93, 3, p. 375-385

LUBET P. et STREIFF W. (1969) - Etude expérimentale de l'action des ganglions nerveux sur la morphogenèse du pénis et l'activité génitale de Crepidula fornicata Phil. (Mollusque Gastéropode). Cours et Documents de Biologie, Gordon et Breach édit., Paris.

SCHONENBERGER N (1969) - Beitrage zur Entwocklung und Morphologie von Trinchesia granosa Schmekel (Gastropoda, Opisthobranchia). Pubbl. Stne Zool., Napoli, 37, 2, p. 236-92.

STREIFF W. (1967) - Recherches cytologiques et endocrinologiques sur le cycle sexuel de Calyptraea sinensis L. (Mollusque Prosobranche hermaphrodite protandre). Thèse Sci., Caen, 261 p., 29 pl.

STREIFF W. (1970) - Analyse expérimentale de la différenciation sexuelle chez les Mollusques Gastéropodes. Conférence au Collège de France, 43 p.

TARDY J. (1970) - Organogenèse de l'appareil génital chez les Mollusques. Bull. Soc. Zool. Fr., 95, 3, p. 407-428.

Table des matières

Haliotis, vol. 1, n°2, p. 167-183, (1971).

NATURE ENDOCRINE DES SUBSTANCES REGLANT LA SEXUALISATION DE LA GONADE ET SON FONCTIONNEMENT CHEZ LES MOLLUSQUES GONOCHORIQUES ET HERMAPHRODITES

par A. GUYARD *

Introduction

D'une façon générale, la réalisation du sexe dans un organisme donné suppose l'enchaînement de trois processus :

- la ségrégation des cellules germinales,
- l'activation des cellules germinales, c'est-à-dire leur entrée en gamétogenèse,
- l'orientation sexuelle de la gamétogenèse en spermatogenèse ou en ovogenèse.

Chez les Mollusques Lamellibranches, le primordium gonadique est reconnaissable fort tôt. K. Okada (1939) décèle déjà les cellules germinales dans les bandelettes mésodermiques.

Mais chez les Gastéropodes, la gonade se différencie à des stades beaucoup plus tardifs ; aussi son origine est-elle plus obscure.

Chez Paludina, Prosobranche gonochorique, on sait depuis longtemps (Von Erlanger, 1894) que la gonade est issue d'une prolifération de la paroi péricardique.

Chez les Pulmonés, qui sont hermaphrodites, l'origine de la gonade est fort controversée. Il semble cependant que le primordium gonadique soit issu du mésoderme tout comme chez les Nudibranches (Tardy, 1967).

Dans ces conditions, il n'est pas étonnant que les modalités de la détermination de l'entrée en gamétogenèse et de la sexualisation de la gonade soient restées inconnues. Les hypothèses émises à ce sujet reposent exclusivement sur des observations qu'aucun fait expérimental ne vient étayer.

Pour P. Ancel (1903), le sexe mâle apparaît d'emblée, alors que la cytodifférenciation femelle est subordonnée à la présence de cellules nourricières au sein de la gonade hermaphrodite d'Helix pomatia.

D'après J. L. Perrot (1930), qui a décrit des hétérochromosomes chez la même espèce, "les Gastéropodes hermaphrodites seraient des femelles (ou des mâles) génétiques, mais la détermination serait assez faible pour que, sous des influences banales, les cellules germinales puissent évoluer dans un sens ou dans l'autre".

* Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, Besançon

Pour G. Bacci (1961), la réalisation du sexe chez les hermaphrodites dépendrait d'un système génétique polyfactoriel.

Pourtant, à la suite de la mise en évidence de systèmes endocrines chez les Mollusques, certains travaux expérimentaux ont jeté quelque lumière sur les mécanismes qui régissent la gamétogenèse dans cet embranchement.

Les techniques utilisées sont empruntées à l'endocrinologie et à l'embryologie expérimentales. Souvent complémentaires, elles font appel à l'ablation ou à l'implantation d'organes par microchirurgie, à la destruction d'organes par irradiation, à l'injection d'extraits et surtout à la culture organotypique sur milieu gélifié selon des modalités dérivées de la méthode de E. Wolff et K. Haffen (1952)

Pour essayer de dégager un schéma général du déterminisme de la réalisation du sexe et du fonctionnement gonadique, j'ai rassemblé les résultats expérimentaux en quatre points se rapportant à

1) l'origine des cellules germinales,
2) l'entrée en gamétogenèse des cellules germinales,
3) l'orientation sexuelle de la gamétogenèse,
4) le fonctionnement de la gonade

En raison de difficultés techniques, l'expérimentation sur l'origine des facteurs de sexualisation s'est portée exclusivement sur la classe des Gastéropodes. L'étude des facteurs de fonctionnement gonadique a été pratiquée essentiellement chez les Lamellibranches, les Gastéropodes et les Céphalopodes.

I - ORIGINE DES CELLULES GERMINALES

L'intervention expérimentale susceptible de résoudre ce problème consiste à supprimer le primordium gonadique. Cette ablation très délicate a été tentée avec succès chez Limax maximus par P. Laviolette (1954). La castration d'animaux d'âge postembryonnaire est toujours suivie d'une régénération du tissu germinal à partir du tronçon appartenant au canal hermaphrodite L'auteur conclut à l'identité d'origine de l'ébauche de la gonade et de celle du conduit génital. Il semble donc que le tissu germinal des Mollusques soit comparable à un tissu somatique banal et l'organogenèse de la gonade semblable à la mise en place de tout autre organe. Et l'auteur de mettre en cause la théorie de la lignée germinale.

Quoiqu'il en soit, on ne peut invoquer d'intervention endocrine pour expliquer la mise en place du tissu germinal.

II - ACTIVATION DES CELLULES GERMINALES

Dans la gonade des Mollusques, ce stade est très fugace car, lorsqu'il se déclare, il est immédiatement suivi de la sexualisation de la cellule germinale. La gonade indifférenciée se présente comme un amas de cellules morphologiquement semblables aux cellules somatiques voisines. Pour acquérir l'"état germinal", les cellules gonadiques subissent une métamorphose : gonflement de la sphère nucléaire, émiettement de l'hétérochromatine, etc.

La culture organotypique qui permet de soustraire la gonade à toute influence humorale en l'isolant radicalement de son contexte organique apparaît comme l'outil indispensable pour tester les potentialités intrinsèques de la gonade indifférenciée.

Les expériences réalisées chez les Gastéropodes ont porté exclusivement sur des espèces hermaphrodites Calyptraea sinensis, Prosobranche marin (Streiff, 1966) et Helix aspersa, Pulmoné terrestre (Guyard, 1969). In vivo, après une période d'indifférenciation, la gonade de Calyptraea devient mâle puis subit au bout d'un certain nombre d'années une inversion sexuelle irréversible qui la transforme en ovaire. Les jeunes Helix présentent une gonade dont les gonocytes, indifférenciés à l'éclosion, évoluent un mois plus tard en spermatogonies ; puis, vers six semaines, apparaissent les ovocytes. Dès lors la gonade est hermaphrodite.

Chez ces deux espèces, l'ébauche gonadique isolée introduite en culture sur un milieu anhormonal acquiert non seulement l'état germinal, mais se sexualise d'emblée dans le sens femelle. Ainsi, sans le secours d'aucune influence hormonale et trahissant sa vocation primitive mâle, la gonade indifférenciée évolue dans le sens femelle.

III - FACTEURS CONTROLANT L'ORIENTATION SEXUELLE DE LA GAMETOGENESE

1. Réalisation du sexe femelle

Les résultats précédents nous ont montré que non seulement les cellules indifférenciées peuvent se transformer en gonies en l'absence de toute influence endocrine mais que le destin normal

de toute gonie est fondamentalement femelle. La réalisation du sexe femelle est une potentialité intrinsèque de la gonade et ne nécessite aucune action extérieure.

Ce phénomène d'autodifférenciation ovocytaire est constant au cours de la vie des deux espèces considérées. Des cultures de gonades juvéniles en phase mâle aboutissent inéluctablement à la dégénérescence de la lignée mâle en place et à l'installation d'une ovogenèse. De même, toute gonade, quelqu'en soit le stade, évolue en ovaire à condition qu'elle contienne, à l'origine des gonies indifférenciées.

Cette autodifférenciation femelle est plus difficile à mettre en évidence chez les espèces où la phase indifférenciées est plus fugace. Par exemple chez Crepidula fornicata, autre Prosobranche marin hermaphrodite protandre où les cellules initiales se différencient très tôt en spermatogonies, les travaux de P. Lubet et W. Streiff (1968) montrent que les gonades mâles ont perdu leur potentialité d'autodifférenciation femelle, sauf dans leur plus jeune âge.

Chez Patella vulgata, Prosobranche hermaphrodite protandre, M. Choquet (1969) constate que la gonade est bisexuée dès le stade juvénile. Bien que la protandrie soit la règle, il subsiste pendant la phase mâle des îlots d'ovogonies quiescentes dont le nombre augmente progressivement pour atteindre une phase de préinversion caractérisée par de nombreuses mitoses ovogoniales et précédant la phase ovogénétique proprement dite. La culture de l'ébauche indifférenciée n'a pu être réalisée chez la Patella de sorte que l'on ignore le mécanisme fondamental de la différenciation sexuelle de la gonade. En particulier, on ne sait pas si l'autodifférenciation ovarienne est susceptible de se manifester en raison de la sexualisation très précoce des gonies.

Chez les espèces gonochoriques, les résultats se limitent à ceux obtenus par B. Griffond (1969) chez Viviparus viviparus, Prosobranche d'eau douce.

Le testicule prélevé sur des mâles adultes présente en culture isolée une dégénérescence de la lignée mâle puis apparaissent après huit jours de grosses cellules d'aspect ovocytaire restant cantonnées sur la paroi des tubules testiculaires. Quoique la nature femelle de ces cellules reste à démontrer, on peut penser qu'il s'agit là d'une esquisse d'autodifférenciation ovocytaire à partir de certaines cellules.

Bien que les résultats obtenus jusqu'ici soient encore fragmentaires, il semble que chez les Mollusques le phénomène d'autodifférenciation ovocytaire des cellules indifférenciées soit général, qu'on s'adresse à des espèces hermaphrodites ou à des espèces gonochoriques

Comment se manifeste l'autodifférenciation femelle ?

Chez Helix aspersa comme chez la plupart des Pulmonés, une gonie à destin mâle se caractérise par une activité mitotique intense qui l'oblige à quitter l'épithélium germinatif pariétal pour engager la suite des phénomènes spermatogénétiques au sein de la lumière des tubules hermaphrodites. En revanche, la gonie à destin femelle demeure toujours au contact de la paroi et ne se divise jamais. L'autodifférenciation femelle se traduit donc par une perte du pouvoir mitotique permettant la multiplication goniale et par le déclenchement immédiat des phénomènes de préméiose.

Au contraire, chez Calyptraea et Crepidula, l'autodifférenciation ovocytaire s'adresse à des gonies qui sont encore capables de se multiplier.

2. Réalisation du sexe mâle

Les résultats précédents supposent que la réalisation du sexe mâle implique l'intervention d'un facteur extérieur à la gonade qui s'impose à des gonies à prédisposition femelle.

MODE D'ACTION DU FACTEUR ANDROGENE

Chez Helix aspersa, l'action androgène de ce facteur se traduit par plusieurs effets complémentaires :

a) une inhibition de l'autodifférenciation ovocytaire, c'est-à-dire des manifestations préméiotiques,

b) une activité mitogène permettant la multiplication spermatogoniale.

Ce facteur mitogène à action androgène semble spécifique des Pulmonés. En effet, chez Patella, M. Choquet (1969) a pu mettre en évidence une gonadostimuline responsable du déclenchement des mitoses goniales. Ce facteur mitogène n'est pas sexualisé puisqu'il agit aussi bien sur les ovogonies que sur les spermatogonies. C'est donc un facteur du fonctionnement gonadique distinct de l'agent de sexualisation. Il en est de même chez Calyptraea et Crepidula.

ORIGINE DU OU DES FACTEURS ANDROGENES

Les cultures sur milieu anhormonal d'ébauches indifférenciées montrent que la spermatogenèse ne s'installe jamais d'emblée puisqu'il y a, au contraire, autodifférenciation ovocytaire.

La culture de gonade isolée prélevée sur des mâles adultes ou sur des hermaphrodites en phase mâle conduit en général à la dégénérescence de la lignée mâle dans sa totalité de la spermatogonie à la spermatide. Seule la spermatogonie primordiale échappe à cette règle puisque n'ayant pas subi l'influence du facteur mitogène elle évolue en ovocyte (Guyard, inédit). La disparition de la lignée mâle en culture isolée a été constatée chez Calyptraea (Streiff, 1967), Crepidula (Lubet et Streiff, 1969), Helix aspersa (Gomot et Guyard, 1964), Viviparus viviparus (Griffond, 1969), Littorina littorea (Streiff, inédit), Buccinum undatum (Streiff, inédit).

Aussi bien chez les hermaphrodites que chez les gonochoriques, la cellule mâle, pour se manifester, pour se maintenir et pour évoluer a besoin d'un concours extragonadique.

De nombreux travaux actuellement en cours ont pour but la découverte de cette aide externe, mais la multiplicité des facteurs entrant en jeu et les conditions expérimentales malaisées font que les résultats restent limités et confus.

a) Grâce à la culture organotypique, chez Calyptraea et Crepidula, W. Streiff (1967) puis P. Lubet et W. Streiff (1969) ont montré que la mise en route et le maintien de la spermatogenèse dans l'ébauche gonadique nécessitaient la présence du cerveau mâle ou de l'hémolymphe mâle. En outre, les ablations bilatérales de ganglions cérébroïdes pratiquées chez des crépidules mâles aboutissent à la castration totale de la gonade. Le déroulement de la spermatogenèse est donc assuré chez ces deux espèces par un facteur d'origine cérébrale libéré dans l'hémolymphe.

b) Chez Helix aspersa, l'association autologue ébauche gonadique-ganglions cérébroïdes montre une inhibition de l'autodifférenciation ovocytaire et la manifestation d'une multiplication spermatogoniale. Mais après quinze jours de culture apparaissent des ovocytes pariétaux (Guyard, 1969). Dans le cerveau postembryonnaire il existerait donc un ou plusieurs facteurs responsables de l'inhibition des potentialités ovogénétiques des gonies et susceptibles de favoriser leur multiplication.

En outre, l'association autologue gonade juvénile-tentacule a sensiblement les mêmes effets. Il en est de même de la triple association gonade-cerveau-tentacule. A l'âge postembryonnaire, le cerveau et le tentacule ont tous deux une action masculinisante sur l'ébauche gonadique.

c) Chez Patella, M. Choquet (1969) n'a pu mettre en évidence le facteur de sexualisation mâle ou femelle en raison de l'ambosexualité précoce de la gonade. Toutefois, la culture prolongée de la gonade juvénile permet de constater une pycnose générale de la lignée mâle au bout d'un mois. Seules les spermatogonies restent intactes sur la paroi. Non seulement elles se maintiennent

a l'état quiescent, mais elles sont capables d'engendrer après la phase dégénérative une lignée spermatogénétique complète néoformée. Ainsi, la Patelle apparaît comme une exception remarquable de survie et de différenciation in vitro de la lignée mâle.

CONCLUSION

La sexualisation des gonocytes au sein de la gonade des Mollusques paraît se réaliser selon un schéma très simple. La gonie indifférenciée s'autodifférencie en ovogonie. La spermatogenèse pour se manifester nécessite un facteur différenciateur endocrine émis par les ganglions cérébroïdes avec peut-être un relais chez Helix aspersa dans les tentacules oculaires ou vice versa. Chez cette dernière espèce, le facteur androgène semble avoir une double action : inhibition de l'ovogenèse spontanée et stimulation de l'activité mitotique goniale.

IV - FACTEURS CONTROLANT LE FONCTIONNEMENT GONADIQUE

Il convient maintenant d'analyser les facteurs susceptibles d'assurer l'évolution de la gamétogenèse et la maturation des gonocytes déjà sexualisés. L'expérimentation ayant lieu sur des animaux plus âgés en est facilitée et s'est portée dans les classes des Lamellibranches, des Gastéropodes et des Céphalopodes.

Les résultats sont différents selon la classe considérée. Cela tient en particulier au degré de différenciation du système nerveux. C'est pourquoi j'envisagerai tout d'abord le cas des Acéphales où les facteurs de sexualité sont difficiles à débrouiller parmi les autres facteurs physiologiques, puis celui des Céphalopodes dont l'organisation est beaucoup plus évoluée pour terminer par le cas des Gastéropodes où le schéma de sexualisation est mieux connu.

A) Lamellibranches

L'expérimentation repose uniquement sur des ablations des ganglions nerveux. La résection des ganglions cérébro-pleuraux d'animaux en gamétogenèse entraîne chez Mytilus edulis et M. galloprovincialis (Lubet, 1959-1966) et chez Modiolus demissus (Nagabhushanam, 1964) une émission plus précoce et plus importante des produits génitaux dans les deux sexes. Mais L. J. Antheunisse (1963) opérant chez Dreissena polymorpha attribue ce résultat au choc opératoire.

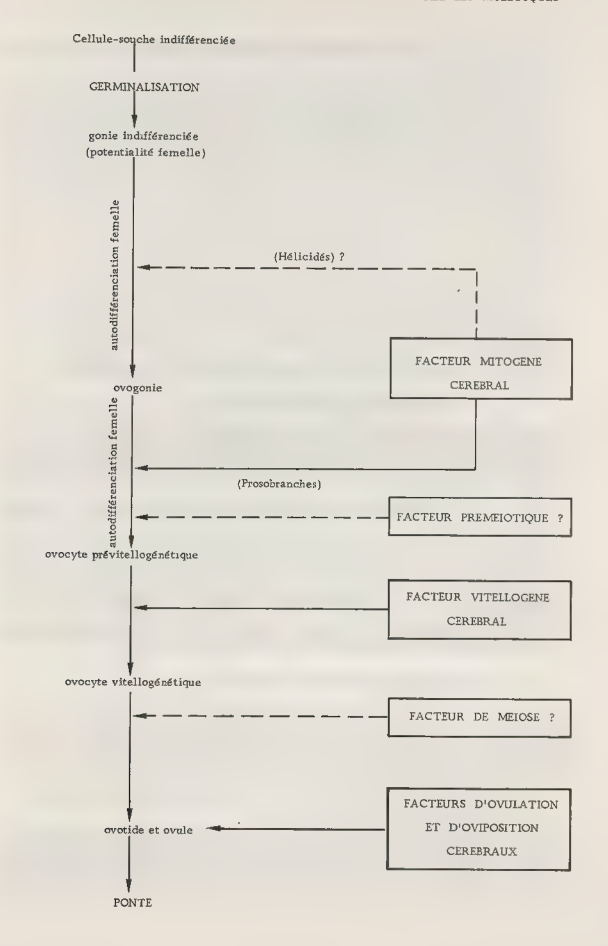
Pratiquée sur des animaux en repos sexuel, la même opération entraîne un retard dans la formation des gamètes (Lubet, 1966).

Ainsi, l'ablation bilatérale des ganglions cérébroïdes chez les Lamellibranches perturbe le cycle sexuel des animaux. Il est cependant difficile d'envisager une action endocrine du système nerveux sur le déroulement de la gamétogenèse à l'aide de ces seuls résultats.

B) Céphalopodes

Grâce à des expériences d'ablations, M. J. Wells et J. Wells (1959) ont montré l'augmentation de taille des gonades et des glandes optiques à la suite de destruction de régions cérébrales ou de sections du nerf optique chez Octopus. Ces chercheurs ont pu prouver que la maturation des gonades de l'un ou l'autre sexe est déterminée par la libération d'une sécrétion hormonale des glandes optiques dont le fonctionnement est inhibé par le cerveau. Réciproquement, M. J. Wells et J. Wells

Fig. 1 - SCHEMA PROVISOIRE DU CONTROLE DE L'OVOGENESE CHEZ LES MOLLUSQUES



1969) viennent de démontrer que chez des pieuvres adultes privées de glandes optiques, la spermatogenèse ne peut se dérouler.

M. Durchon et A. Richard (1967), puis A. Richard (1969) ont cultivé sur milieu gélifié, la glande optique de Sepia ainsi libérée de l'inhibition cérébrale et l'ont associée à l'ovaire ou au testicule. Ils ont pu ainsi démontrer que la sécrétion de la glande optique est indépendante du sexe du donneur et que son action de type hormonal est double : elle s'exerce d'une part au niveau de la multiplication goniale aussi bien mâle que femelle et, d'autre part, sur les cellules folliculaires qui prennent part à la vitellogenèse.

C) *Gastéropodes*

Chez les gastéropodes, l'expérimentation s'appuie sur des techniques d'ablations, de greffes, d'injections d'extraits et de cultures in vitro.

1) FACTEURS CONTROLANT LE FONCTIONNEMENT DE L'OVOGENESE

a) Facteur contrôlant la multiplication ovogoniale

Chez Calyptraea (Streiff, 1967) et Crepidula (Lubet et Streiff, 1968), un facteur mitotique assure la multiplication ovogoniale au début de chaque période de reproduction. Ce facteur est d'origine cérébrale. L'ablation bilatérale des ganglions cérébroïdes pratiquée par ces auteurs chez des crépidules mâles adultes aboutit à une véritable castration et empêche l'installation des ovogonies.

Chez Patella M. Choquet (1969) constate que les ovogonies présentes dans la gonade juvénile sont incapables de se multiplier seules. En associant en culture les gonades en préinversion avec des ganglions cérébroïdes de femelle en préinversion ou en reproduction, il obtient une multiplication ovogoniale importante. En outre M. Choquet a pu montrer que ce facteur mitogène n'était pas sexualisé mais agissait également sur la multiplication spermatogoniale. Cependant, seules les ovogonies au repos sont sensibles au facteur mitogène. Les ovogonies présentes dans la gonade en phase mâle ne réagissent pas. Il existe donc un seuil de réceptivité des ovogonies à la gonadostimuline cérébrale.

Chez Helix, toute gonie conviée à un destin femelle ne se divise plus. Elle évolue immédiatement en ovocyte. Il n'existe donc pas ici de facteur mitotique femelle.

b) Limites de l'autodifférenciation ovocytaire

La culture prolongée des ovaires autodifférenciés de Calyptraea (Streiff, 1967) ou d'Helix (Guyard, 1969) n'aboutit jamais à la vitellogenèse. Les ovocytes restent bloqués au stade IV. De même, M. Choquet n'a jamais pu obtenir de vitellogenèse dans les cultures de gonades prélevées sur des patelles en préinversion et isolées sur milieu anhormonal. Pour que la vitellogenèse puisse se produire, l'intervention d'un facteur extragonadique est nécessaire.

c) Le facteur de vitellogenèse

En associant à distance des ganglions à des ovaires autodifférenciés de Calyptraea, W. Streiff a réussi à démontrer que seuls les systèmes nerveux prélevés sur des femelles en prévitellogenèse (stade V) ont permis la réalisation d'un début de vitellogenèse active en culture. Ce facteur présent dans le tissus nerveux pendant la seule phase de prévitellogenèse et diffusible dans le milieu, se retrouve dans l'hémolymphe à cette époque du cycle. Il s'agit donc d'une substance qui agit à la façon d'

d'une impulsion hormonale car elle disparaît aux stades ultérieurs.

De même, chez la Patelle, M. Choquet a montré que la vitellogenèse est déclenchée par un facteur émis au niveau du système nerveux central uniquement pendant la phase d'inversion ou au début de la vitellogenèse.

Chez les Arionidae, D. Pelluet et N. J. Lane (1961) puis D. Pelluet (1964) effectuant l'ablation des tentacules oculaires observent une augmentation du nombre d'ovules dans l'ovotestis. L'injection d'extrait cérébral aboutit au même résultat. D'après ces auteurs, il existerait un facteur d'origine tentaculaire inhibiteur de l'ovogenèse et un facteur cérébral féminisant. Chez Arion rufus, G. Badino (1967) en associant en culture ovotestis-tentacule et ovotestis-cerveau parvient à mettre en évidence ces deux agents. En fait ces expériences pratiquées chez des animaux adultes ne permettent pas de préjuger à quel niveau ces facteurs interviennent dans la gamétogenèse.

Actuellement les expériences d'ablations tentaculaires sont fortement controversées. Faciles à réaliser, elles présentent pourtant un aléa considérable consistant en la régénération rapide de l'organe et en particulier des cellules susceptibles de sécréter l'hormone gonadotrope. En outre, la seconde paire de tentacules sensoriels présente la même structure histologique. La résection des deux paires de tentacules sensoriels pratiquée chez Helix aspersa par S. Sanchez et H. Sabler (1962) ne produit aucun effet chez les animaux opérés en hiver. Mais au cours des autres mois les deux lignées gamétiques souffrent de l'opération. Les auteurs attribuent ce fait à une dénutrition de la glande génitale consécutive à une perturbation de la régulation du métabolisme au niveau de la glande digestive. Il n'y aurait donc pas une action hormonale tentaculaire directe.

D. Kuhlmann et A. Nolte (1967) effectuant des ablations tentaculaires chez Helix pomatia aboutissent à la même conclusion. Nous avons répété l'expérience chez Helix aspersa tiré de l'hibernation en février (Gomot, Griffond et Guyard, inédit). Malgré la résection régulière du régénérat tous les quinze jours, il n'apparaît aucune différence significative dans l'évolution des lignées gonadiques après un mois et demi Il en est de même pour la limace sud-américaine Vaginulus borellianus sur laquelle A. Renzoni (1969) a procédé à l'ablation des tentacules oculaires.

En outre, chez Ariolimax californicus, H. Gottfried et R. I. Dorfman (1969), par la même opération, aboutissent à l'induction d'une spermatogenèse totale, c'est-à-dire à un résultat diamétralement opposé à celui de D. Pelluet et N. J. Lane.

Les expériences d'ablation de tentacules ne sont donc pas suivies d'effets comparables chez les espèces considérées. Pratiquées à diverses époques du cycle vital, elles traduisent certainement des différences physiologiques et des interférences d'ordre métabolique entrent probablement en jeu.

En revanche, la culture organotypique permet de mettre en évidence l'action directe d'un organe sur un autre.

L'association de ganglions cérébroïdes d'Helix adultes au début de la maturation ovocytaire avec des ovotestis juvéniles aboutit à une féminisation des gonocytes. Il est probable que se superposent ici deux phénomènes l'autodifférenciation qui fait apparaître de novo de jeunes ovocytes, et l'action d'un facteur favorisant l'accroissement des ovocytes plus âgés. Mais le milieu ne permet pas des durées de culture suffisantes pour mettre en évidence un effet vitellogène (Guyard, 1967).

Chez Viviparus viviparus, espèce gonochorique, les ganglions cérébroïdes femelles cultivés en présence de testicule, entraînent chez ce dernier une augmentation du nombre des cellules à aspect ovocytaire déjà décrites (Griffond, 1969).

En résumé, il semble qu'un facteur d'origine cérébrale soit nécessaire à l'accomplissement de la vitellogenèse. Cette impulsion hormonale, localisée en période prévitellogénétique est souvent difficile à observer

d) Autres facteurs contrôlant le fonctionnement de l'ovogenèse

Il est probable qu'il existe d'autres facteurs contrôlant en particulier l'ovulation et l'oviposition. Les seules expériences qui vont dans ce sens ont été effectuées chez des Pulmonés basommatophores et chez des Opisthobranches.

Chez Lymnaea stagnalis, J. Joosse (1964) a entrepris l'ablation des corps dorsaux, formations accolées aux ganglions cérébroïdes.

L'extirpation des corps médio-dorsaux provoque une réduction considérable du nombre d'oeufs pondus. Après ablation conjuguée des corps médio-dorsaux et médio-latéraux il y a en outre diminution du volume de la masse de la ponte. Comme le nombre de gonocytes mâles ou femelles reste inchangé au sein de l'ovotestis, J. Joosse en conclut que seuls les phénomènes d'ovulation et d'oviposition sont affectés.

Chez les Opisthobranches, l'excision des ganglions cérébroïdes d'Aplysia rosea par N. Vicente (1963) perturbe la physiologie sexuelle : il n'y a plus ni copulation ni ponte et la réimplantation des ganglions dans les animaux opérés ne rétablit pas le comportement sexuel normal. L'ablation des ganglions pleuraux et des ganglions viscéraux empêche la ponte mais pas l'accouplement.

Il y aurait donc un facteur d'origine nerveuse contrôlant la physiologie sexuelle, mais on ignore à quel niveau se situe exactement son action.

Ainsi, il semble qu'il existe de nombreux agents contrôlant le déroulement de l'ovogenèse. Mais les résultats sont encore peu nombreux et fort disparates (fig. 1).

2) FACTEURS CONTROLANT LE FONCTIONNEMENT DE LA SPERMATOGENESE

a) Facteur contrôlant la multiplication spermatogoniale

Chez Calyptraea et Crepidula, l'action masculinisante du cerveau en phase mâle revêt deux formes : différenciation mâle et multiplication spermatogoniale. Toutefois, lorsque les ganglions cérébroïdes sont prélevés chez des mâles âgés et associés en culture à des gonades indifférenciées, la différenciation dans le sens mâle se produit mais les divisions spermatogoniales sont absentes. Il semble donc qu'il faille distinguer outre un facteur de sexualisation, un agent mitogène émis lui aussi par le système nerveux central.

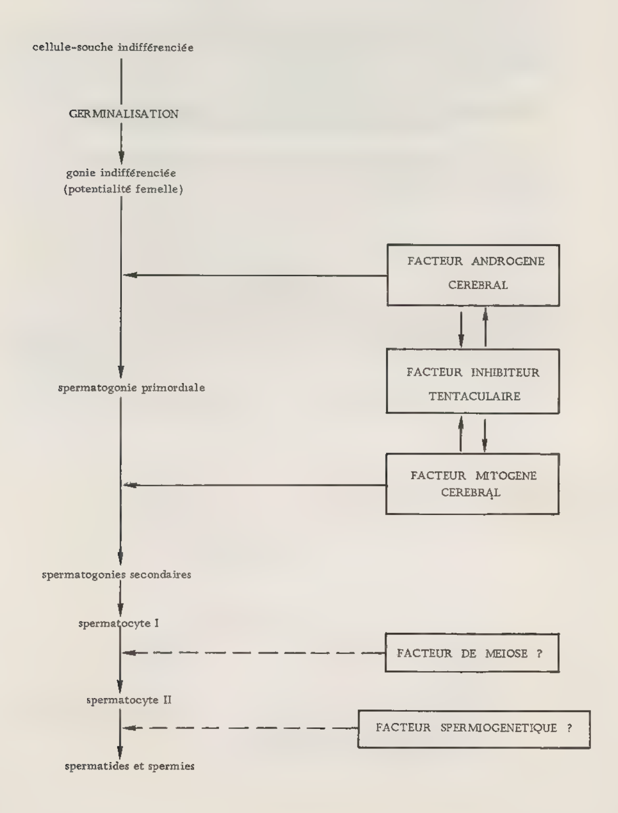
En associant des ganglions cérébroïdes de mâles actifs ou de femelles en ovogenèse à des gonades mâles au repos, M. Choquet obtient d'abondantes mitoses spermatogoniales chez Patella. Inversement, l'ablation des ganglions cérébroïdes provoque un arrêt de la gamétogenèse. Le facteur mitogène n'est donc pas sexué.

Chez Helix aspersa, les expériences de culture in vitro ne permettent pas de distinguer entre l'action androgène et l'action mitogène de l'agent masculinisant, la caractéristique principale du facteur de sexualisation mâle étant d'être mitogène.

b) Le facteur inhibiteur tentaculaire

Chez Patella, en associant des tentacules oculaires à des gonades prélevées à différents stades, M. Choquet (1965) prévient toute reprise de la spermatogenèse. Cette inhibition tentaculaire s'exerce de façon continue mais n'affecte pas l'activité du facteur mitogène cérébral. Le jeu de ces deux substances antagonistes endocrines règle l'alternance des phases du cycle de reproduction.

Fig. 2 - SCHEMA PROVISOIRE DU CONTROLE DE LA SPERMATOGENESE CHEZ LES MOLLUSQUES.



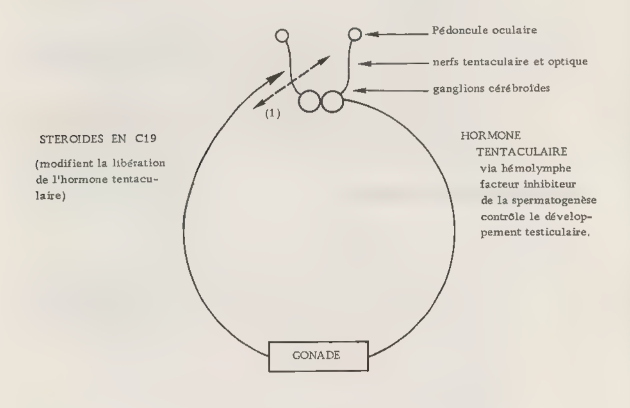
Pratiquée chez Ariolimax californicus, l'ablation des tentacules oculaires induit une spermatogenèse totale (Gottfried et Dorfman, 1969). Il semble que chez ce Pulmoné existe également un agent tentaculaire inhibiteur de la spermatogenèse. Notons que ces résultats s'opposent à ceux de D. Pelluet et N. J. Lane (1961) qui, chez plusieurs Arionidae, ont mis en évidence par les mêmes techniques d'ablation une inhibition de l'ovogenèse d'origine tentaculaire.

c) Autres facteurs contrôlant la spermatogenèse

Bien qu'elle ne soit pas démontrée, on ne peut rejeter l'hypothèse de l'existence d'autres facteurs (fig. 2).

Y-a-t-il un agent contrôlant la méiose ? Le cap de la réduction chromatique semble difficile à doubler pour les cellules mâles en culture. En revanche, in vivo, chez Helix aspersa en particulier, la méiose spermatocytaire est souvent synchrone de la préméiose ovocytaire.

On peut également envisager le rôle d'un facteur spermiogène favorisant la phase ultime de la différenciation mâle.



(D'après GOTTFRIED et DORFMAN, 1969)

(1) Section du tentacule oculaire = suppression de l'action des Stéroïdes sur cet organe.

Fig. 3 - SCHEMA GENERAL DU CONTROLE DES MECANISMES DE LA REPRODUCTION CHEZ ARIOLIMAX CALIFORNICUS.

Conclusion

Chez les Mollusques, la différenciation sexuelle de la gonade procède de trois types de facteurs : les premiers confèrent la qualité germinale aux gonocytes et peuvent être rangés dans la catégorie des inducteurs embryonnaires , les seconds sont des différenciateurs et contrôlent la sexualisation des gonies , les derniers sont des facteurs assurant le fonctionnement de la gamétogenèse principalement au niveau de la multiplication goniale et de la vitellogenèse.

Dans tous les cas connus, il est remarquable que les gonocytes sont potentiellement femelles, le sexe mâle étant imposé par une substance d'origine cérébrale

Les facteurs contrôlant le fonctionnement sont également des substances endocrines émises par les ganglions cérébroïdes. Le système nerveux central joue donc un rôle prépondérant dans le contrôle de la gamétogenèse. Des substances émises au niveau du tentacule viennent compléter le contrôle du fonctionnement gonadique chez les Gastéropodes.

Chez les espèces hermaphrodites, l'interaction de ces différents facteurs, l'asynchronisme de leur élaboration respective et les les variations de leurs rapports mutuels aboutissent à l'établissement d'un cycle de reproduction original pour chaque espèce.

Nous ne connaissons rien de la nature chimique de ces agents gonadotropes. Les injections d'hormones de Vertébrés n'ont jamais produit de résultats nets chez les Mollusques où cependant des stéroïdes ont été décelés. Récemment H. Gottfried et R. I. Dorfman (1969) ont entrepris de démontrer une participation éventuelle de ces stéroïdes dans les relations entre gonade et système nerveux qui s'établiraient selon le schéma ci-contre (fig. 3).

C'est là le premier essai d'identification d'hormones sexuelles chez les Mollusques. Il prélude à l'investigation biochimique des facteurs contrôlant la gamétogenèse dans cet embranchement.

Bibliographie

ANCEL P. (1903) - Histogenèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia L. Arch. Biol., 19, p. 389-652.

ANTHEUNISSE L J (1963) - Neurosecretory phenomena in the zebra mussel Dreissena polymorpha Pallas. Arch. Néerl. Zool., 15, p 237-314.

BACCI G. (1961) - Recenti ricerche sulla determinazione polifattoriale del sesso. Boll. Zool., 28,p. 469-483

BADINO G. (1967) - I fattori della gametogenesis di Arion rufus studiati con il metodo della cultura in vitro. Arch. Zool. Ital., 52, p. 271-275.

CHOQUET M. (1965) - Recherches en culture organotypique sur la spermatogenèse chez Patella vulgata L. (Mollusque Gastéropode). Rôle des ganglions cérébroïdes et des tentacules. C. R. Acad. Sc., Paris, t. 261, p. 4521-4524.

CHOQUET M. (1969) - Contribution à l'étude du cycle biologique et de l'inversion du sexe chez Patella vulgata L. Thèse Sci., Lille, n° 185, p. 1-234, pl. h. t.

DURCHON M. et RICHARD A. (1967) - Etude, en culture organotypique, du rôle endocrine de la glande optique dans la maturation ovarienne chez Sepia officinalis L. (Mollusque Céphalopode). C. R. Acad. Sci., Paris, t. 264, p. 1497-1500.

GOMOT L. et GUYARD A. (1964) - Evolution en culture in vitro de la glande hermaphrodite de jeunes escargots de l'espèce Helix aspersa Müll. C. R. Acad. Sc., Paris, t. 258, p. 2902-2905.

GOTTFRIED H. et DORFMAN R. I. (1969) - Invertebrate hormone II. Excerpta med internat. Congr. Ser. Pays-Bas, n° 184, p. 368-376.

GRIFFOND B. (1969) - Survie et évolution, en culture in vitro, des testicules de Viviparus viviparus L., Gastéropode Prosobranche à sexes séparés. C. R. Acad. Sc., Paris, t. 268, p. 963-965.

GUYARD A. (1967) - Féminisation de la glande hermaphrodite juvénile d'Helix aspersa Müll. associée in vitro au ganglion cérébroïde d'Escargot adulte ou de Paludine femelle. C. R. Acad. Sc., Paris, t. 265, p. 145-149.

GUYARD A. (1969) - Autodifférenciation femelle de l'ébauche gonadique de l'escargot Helix aspersa Müll. cultivée sur milieu anhormonal. C. R. Acad. Sc., Paris, t. 268, p. 966-969.

GUYARD A. et GOMOT L. (1964) - Survie et différenciation de la gonade juvénile d'Helix aspersa en culture organotypique. Bull. Soc. Zool. Fr., 89, p. 48-56.

JOOSSE J. (1964) - Dorsal bodies and dorsal neuresecretory cells of the cerebral ganglia of Lymnaea stagnalis L. Arch. Néerl. Zool., 16, p. 1-103.

KUHLMANN D. et NOLTE A (1967) - Spermiogenese, Eireifung und Neurosekretion. Untersuchungen an der Weinbergschnecke Helix pomatia L. (Gastropoda). Z. Wiss. Zool., 176, p. 271-286.

LAVIOLETTE P. (1954) - Etude cytologique et expérimentale de la régénération germinale après castration chez Arion rufus L. Ann. Sc. Nat., Zool., 16, p. 431-535.

LUBET P. (1959) - Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés (Moll. Lamellibranches). Rev. Trav. Inst. Pêches Maritimes, Paris, 23, p. 387-548.

LUBET P. (1966) - Essai d'analyse expérimentale des perturbations produites par les ablations de ganglions nerveux chez Mytilus edulis L. et Mytilus galloprovincialis LMK (Mollusques Lamellibranches). Ann. Endocrinol., 27, 3 bis suppl., p. 353-365.

LUBET P. et STREIFF W. (1969) - Etude expérimentale de l'action des ganglions nerveux sur la morphogenèse du pénis et l'activité génitale de Crepidula fornicata Phil. (Mollusque Gastéropode). Culture d'organes d'Invertébrés H. Lutz. Gordon et Breach édit., Paris, Londres, New-York, p. 141-159.

NAGABHUSHANAM R. (1964) - Effect of removal of neuro-secretory cells on spawning in the mussel, Modiolus demissus (Mollusca : Lamellibranchiata). Curr. Sci., 33, p. 215-216.

OKADA K (1939) The development of the primary mesoderm in Sphaerium japonicum biwaense Mori. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., 4,p. 14-25.

PELLUET D. (1964) - On the hormonal control of cell differentiation in the ovotestis of slugs. Canad. J. Zool., 42, p. 195.

PELLUET D. et LANE N.J. (1961) - The relation between neurosecretion and cell differentiation in the ovotestis of slugs. Canad J. Zool., 39, p. 789-804.

PERROT J.-L. (1930) - Chromosomes et hétérochromosomes chez les Gastéropodes pulmonés. Rev. suisse Zool., 37, p. 397-434.

RENZONI A. (1969) - Observations on the tentacles of Vaginulus borellianus Colosi. The Veliger, 12, p. 176-181.

RICHARD A. (1969) - Différenciation sexuelle des Céphalopodes en culture in vitro Congrès A.F.A.S. (sous presse).

SANCHEZ S. et SABLIER H. (1962) - Histophysiologie neuro-hormonale chez quelques Mollusques gastéropodes II. Corrélations humorales. Bull. Soc. Zool. Fr., 87, p. 319-330.

STREIFF W. (1967) - Recherches cytologiques et endocrinologiques sur le cycle sexuel de Calyptraea sinensis L. (Mollusque Prosobranche hermaphrodite protandre). Thèse Sci., Toulouse, n° 294, p. 1-261, 29 pl. h. t.

TARDY J. (1967) - Organogenèse de l'appareil génital du mollusque nudibranche Aeolidiella alderi (Cocks). C. R. Acad. Sc., Paris, t. 265, p. 2013-2014.

VICENTE N. (1963) - Ablation des ganglions nerveux et osmorégulation chez Aplysia rosea Rathke (Gastéropode Opisthobranche). C. R. Acad. Sc., Paris, t. 256, p. 2928-2930.

Von ERLANGER R. (1894) - Zur Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Morpholog. Jahrbuch., 22, p. 113-118,

WELLS M J. et WELLS J. (1959) - Hormonal control of sexual maturity in Octopus. J. exp. Biol., 36, p. 1.

WELLS M. J. et WELLS J. (1969) - Pituitary Analogue in the Octopus. Nature, 222, p. 293-294.

WOLFF Et. et HAFFEN K. (1952) - Sur une méthode de culture d'organes embryonnaires in vitro. Texas Rep. Biol. and Med., 10, p. 463-472.

Table des matières

Haliotis, vol. 1, n° 2, p. 185-214, (1971).

LES GAMETES DES MOLLUSQUES

par A. Lucas *

Introduction

La présente mise au point est limitée à l'aspect descriptif de la gamétogenèse et des gamètes des Mollusques. Malgré cette restriction le sujet est vaste et comporte des phénomènes biologiques complexes, que traduit un vocabulaire scientifique parfois confus.

1. Pour éviter l'ambiguïté il nous semble indispensable de réexaminer la terminologie classique :

- Les expressions "dimorphisme spermatique" ou "double spermatogenèse" sont très souvent employées avec l'idée préconçue d'une dualité fondamentale qui s'exprimerait par l'existence de 2 lignées distinctes et séparées dès l'origine. Cet a priori conduit des auteurs à conserver ces expressions, même lorsqu'il y a plus de 2 types de spermatogenèses et qu'il se manifeste donc un polymorphisme au sens le plus ordinaire du mot. C'est le cas par exemple chez Bythinia tentaculata et Trivia arctica.

- L'expression "spermatogenèse atypique" n'a pas le même sens pour tous les auteurs. Ainsi, Fain-Maurel (1966), dans une synthèse sur la spermatogenèse atypique, définit celle-ci comme "concomitante d'une spermatogenèse normale (qui) aboutit à l'édification d'un gamète que des anomalies nucléocytoplasmiques ou uniquement nucléaires rendent inaptes à la fécondation". Mais cette définition générale est aussitôt restreinte par la remarque suivante : "Les seules variations de tailles des gamètes (polymégalie) ou les anomalies accidentelles de la genèse des spermatozoïdes ne peuvent être inscrites dans le cadre de la spermatogenèse atypique". Cette restriction correspond à une distinction établie en 1930 par Tuzet qui opposait une lignée "atypique", donnant des spermatozoïdes oligopyrènes ou apyrènes, à une lignée "typique" où pouvait apparaître le phénomène de polymégalie. Mais le cas des spermatogenèses atypiques à 2 divisions asymétriques, conduisant en particulier à un spermatozoïde sushaploïde, donc hyperpyrène, ne s'accordait plus à cette définition restrictive. Par contre, Franc (1968), comme beaucoup d'auteurs, redonne un sens plus large à l'atypie en y incluant les hyperpyrènes. Mais dans une toute récente classification caryologique des gamètes, Streiff (1971) définit des typiques, des polymégaliques et des atypiques où l'"atypie" reprend un sens étroit.

Il nous semble dès lors plus prudent d'abandonner provisoirement le terme "atypique" et de considérer :

- d'une part la gamétogenèse normale aboutissant à des gamètes haploïdes fonctionnels.

- d'autre part les gamétogenèses anormales, aboutissant à des gamètes anormaux caryologiquement et/ou morphologiquement.

* Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Brest.

2. La seconde démarche qui nous paraît nécessaire pour rendre au sujet toute son ampleur est d'éviter, comme on le fait souvent, de considérer la gamétogenèse comme un phénomène isolé. C'est pourquoi, nous avons choisi de traiter des gamètes et d'examiner, tout au long de leur chronologie, les relations spatiales qu'ils entretiennent avec les cellules et les tissus qui les entourent.

Or, dans la vie du gamète, il y a deux périodes fondamentales : a) une genèse qui se passe dans la gonade au contact de cellules non sexuées et de sécrétions internes ; b) un transfert hors de la gonade, à l'intérieur du tractus génital d'abord, ensuite à l'extérieur. Au cours de ces changements de milieux successifs, les gamètes subissent des influences très diverses et leur mortalité est considérable.

Nous examinerons donc successivement :

- la genèse des gamètes dans la gonade,
- le devenir des gamètes hors de la gonade.

1ère partie - LA GENESE DES GAMETES DANS LA GONADE

I - *Gonade adulte*

1°) - SPERMATOGENESE NORMALE

Dans le testicule ou l'ovotestis, à partir d'une cellule-mère diploïde, il se forme 4 spermatozoïdes normaux haploïdes (que l'on peut appeler eupyrènes).

a) Stades de la spermatogenèse

Puisque les 5 stades d'une gamétogenèse complète existent dans la gonade mâle des Mollusques, il ne peut être question d'établir une autre échelle que celle définissant les spermatogonies, spermatocytes primaires, spermatocytes secondaires, spermatides et spermatozoïdes.

Cependant, ces stades théoriques ne durent pas tous le même temps et il s'ensuit que les plus brefs sont quasiment indécelables en histologie classique (stade spermotocyte II par exemple). Au contraire, pour d'autres, plus longs, des subdivisions peuvent être introduites (prophase de la division hétérotypique du spermatocyte I par exemple).

Désormais, grâce à la méthode d'injection de thymidine tritiée et d'autoradiographie, le temps des stades de la spermatogenèse peut être déterminé. Une telle étude vient d'être réalisée par Beeman (1970) pour l'Aplysie *Phyllaplysia taylori*. Chez cette espèce, le stade pachytène du spermatocyte I est le plus long et la spermiogenèse peut se dérouler en 1 jour, le temps total de la spermatogenèse étant de 20 jours.

b) Evolution du noyau

A partir du stade de spermatocyte de premier ordre, le noyau subit une évolution caractéristique décelable au microscope électronique. A la fin de la croissance du spermatocyte I, on voit apparaître dans le noyau, qui a un aspect granuleux, des "complexes tripartites" qui précèdent la formation des chromosomes. Ces complexes tripartites, qui ont été mis en évidence dès 1956 chez les Crustacés, ont été décelés chez les Mollusques Prosobranches par Gall (1961) sur *Viviparus viviparus* et par Tuzet, Manier et Galangau (1966) sur *Columbella rustica*. En 1969, Galangau en montrait le caractère général chez les Mollusques en décrivant de tels complexes chez un Céphalopode (*Octopus vulgaris*) un Bivalve (*Mytilus galloprovincialis*) un Prosobranche (*Murex trunculus*) et 2 Pulmonés (*Agriolimax agrestis* et *Milax gagates*). Chez cette dernière espèce, certains complexes tripartites sont ramifiés.

Ensuite commence la longue prophase de la division hétérotypique. Divers stades, dont le leptotène et le pachytène, ont été selon les espèces, plus ou moins facilement caractérisés au microscope optique. De très nombreuses formules haploïdes ont été décrites. Dans certains cas, des hétérochromosomes ont été reconnus. Par exemple, chez les Prosobranches, Alexenko (1929) signale chez *Neritina* 18 A + X pour le ♂ et 18 A + 2 X pour la ♀ ; Jacob (1959) chez *Thiara crenulata* 34 A + X pour le ♂ et chez *Paludomus transchaurica* 36 A + XY chez le ♂ ; Dupouy (1964) chez *Theodoxus fluviatilis* 20 A + 2 X chez la ♀ . Ainsi, pour les rares cas connus, le mâle est hétérogamétique.

Après la seconde division méiotique, le noyau se condense intensément, si bien qu'au cours de la spermiogenèse le microscope optique permet seulement de reconnaître des changements de formes (allongement), mais pas de changements de structures. Or ceux-ci ont été décelés au microscope électronique et se révèlent fort complexes, tout au moins chez les Pulmonés et les Prosobranches. Chez Helix pomatia (Grassé et al. 1955-1956) les chromosomes (2n=54) passent durant la spermiogenèse par 6 stades distincts où ils forment des boucles puis s'alignent successivement. Chez Milax gagates et Agriolimax agrestis, "l'ensemble des filaments chromatiques subit une torsion", tandis que chez Murex trunculus on note une "organisation périodique des filaments en train de fusionner" (Galangau 1969). Cependant, pour Rebhun (1957) il n'y aurait pas de filaments chez le Pulmoné Otala, mais des lamelles. C'est aussi ce que soutiennent Walker et Mac Gregor (1968) à propos de Nucella lapillus. Idelman (1960) pense que chez Turritella "les filaments du début de la spermiogenèse s'agglutinent sous forme de lamelles dans le stade âgé".

c) Evolution du chondriome

L'évolution est très variable selon les groupes de Mollusques.

- Chez les Bivalves, le chondriome évolue peu puisque l'on trouve dans le spermatozoïde mûr 4 ou 5 sphères mitochondriales où les cloisons internes ont une structure normale (Pasteels et de Harven 1962, Migashi 1964, Vallmitjana 1968).

- Les Céphalopodes, dont Octopus vulgaris étudié par Galangau et Tuzet (1968), ont une évolution du chondriome qui rappelle celui des Bivalves. Dans la jeune spermatide les mitochondries sont peu nombreuses Quand le noyau devient ovoïde, elles se regroupent au pôle postérieur du noyau, et fusionnent . d'abord en 8 sphères, puis en un manchon continu entourant la base du flagelle.

- Pour les Prosobranches, on peut se reporter à l'étude détaillée de Kaye (1958) sur Viviparus contectoïdes. Les mitochondries doublent de taille du stade leptotène au stade zygotène, s'accroissent encore au pachytène. Il y a alors environ 22 mitochondries, tandis qu'à la seconde division de la méïose, il n'y en a plus que 4 ou 5 orientées parallèlement au flagelle. Ensuite, les chondriosphères s'allongent et leurs cloisons se disposent perpendiculairement au flagelle. Il peut y avoir plusieurs rangées de membranes. Cette évolution du chondriome conduit à la constitution d'un organe particulier que l'on a désigné (Meves, 1900) sous le nom de "nebenkern".

- Chez les Pulmonés, on assiste, selon l'expression de J. André (1962) à une véritable "métamorphose mitochondriale". Chez Helix pomatia étudié par Grassé et coll. (1956), les mitochondries sont caractérisées par leurs cloisons parallèles au grand axe et non perpendiculaires à celui-ci. La structure des mitochondries est profondément remaniée pendant l'édification de la pièce intermédiaire. Les cloisons perdent leur relation avec la membrane et se replient sur elles-mêmes. Les cloisons se soudent les unes aux autres formant des lames concentriques. Les différentes lames concentriques se groupent soit autour du flagelle, constituant une gaine flagellaire, soit vers la périphérie, formant une gaine périphérique. Ensuite les lames se hérissent de grains, d'où une disposition radiaire des gaines. Chez la Testacelle, qui subit aussi cette intense transformation du chondriome, Personne (1965) a montré la nature protéïque des manchons cristallins issus du chondriome.

d) Evolution de l'appareil de Golgi

Les observations au microscope électronique confirment le rôle de l'appareil de Golgi dans la formation de l'acrosome. La genèse de ce dernier apparaît cependant plus complexe que ne le suggéraient les observations au microscope optique, notamment chez les Bivalves et les Céphalopodes.

Ainsi, chez le Céphalopode Octopus vulgaris, étudié par Galangau et Tuzet (1968), dans la jeune spermatide, les dictyosomes sont groupés en idiosome au voisinage du noyau : à partir des saccules se constituent de petites vacuoles où se forment des grains pro-acrosomiens, qui s'unissent pour donner une sphère acrosomienne. Celle-ci migre ensuite vers le pôle antérieur du noyau, entraînant l'idiosome. Puis, tandis que l'acrosome s'accroît, les saccules et les vacuoles constituent le reliquat de Golgi. Dès lors, l'acrosome entouré des membranes acrosomienne et accessoire s'allonge considérablement puisqu'il atteindra finalement 6 μ de long. Mais auparavant, à sa base, se forme le "corps axial". Celui-ci débute par un empilement d'anneaux superposés très réguliers ayant l'aspect d'un cône à structure annelée, avant de prendre son allure définitive d'axe strié.

La genèse de l'acrosome des Bivalves comprend la formation d'une vésicule acrosomiale d'origine golgienne, et entre cette vésicule et le noyau la mise en place de matériel fibrillaire appelé "bâtonnet axial", qui peut s'enfoncer dans le noyau. Le bâtonnet axial est peu développé chez Barnea candida (Pasteels et de Harven, 1962) et Spisula solidissima (Longo et Anderson, 1969), plus important chez Crassostrea virginica (Galtsoff et Philpott, 1960) et dans le genre Mytilus (Bourcart et al. 1965, Niijima et Dan 1965, Longo et Dornfeld 1967, Galangau 1969). Enfin il s'allonge démesurément entre le noyau et la vésicule acrosomique chez Tapes decussatus (Pochon-Masson et Charagozlou 1970).

Les Pulmonés et les Prosobranches ont un acrosome de formation et de structures plus simples. Cependant, chez Murex trunculus, il est entouré d'une gaine de microtubules (Galangau 1969).

e) Evolution de l'appareil cinétique

On trouve généralement un centriole distal et un centriole proximal (ex. : Mytilus perna) ou un seul centriole (ex. : Octopus vulgaris).

A partir du centriole distal se forme le flagelle postérieur, de structure généralement classique : 1 doublet central et 9 doublets périphériques. Parfois il existe une seconde couronne de fibres accessoires ; c'est le cas d'Octopus vulgaris (Galangau et Tuzet, 1968). Chez l'Escargot il y a dans la pièce intermédiaire, parallèle au flagelle, un canal périflagellaire entouré comme le flagelle, d'une gaine chondriale. En coupe transversale cet ensemble prend l'aspect de "bague avec son chaton" selon l'expression de Grassé.

Issu du centriole proximal, un flagelle intranucléaire a été mis en évidence chez divers Prosobranches dont Pisania maculosa (Grassé et Tuzet 1927). Galangau (1969) a montré que dans la spermatide âgée de Columbella rustica ce flagelle intranucléaire se prolongeait directement par le flagelle postérieur. D'autres formations d'origine centriolaire ont été décrites par Galangau (1969) : "une baguette intranucléaire chez Octopus et une minuscule coiffe qui surmonte l'archoplasme chez Milax gagates"

f) Différents types de spermatozoïdes chez les Mollusques

Dès 1956 Franzen, à la suite de ses propres investigations (1955) et de celles de Retzius (1906), définissait un type "primitif" de spermatozoïde, à tête courte et à mitochondries rassemblées en masses sphériques sous le noyau, qui se rencontrait chez les espèces à fécondation externe (Bivalves, Scaphopodes, Amphineures). Cette idée de relation entre la structure des spermatozoïdes et leur physiologie, reprise par Fretter et Graham (1962), a été approfondie par Galangau (1969). Les spermatozoïdes de Pulmonés et de Prosobranches, espèces à fécondation interne, ont un segment mitochondrial important et complexe, tandis que l'acrosome est peu développé et simple. C'est exactement le contraire pour les spermatozoïdes de Céphalopodes et de Bivalves, espèces à fécondation externe.

Se basant sur l'évolution mitochondriale, André (1962) a établi 3 types de spermatozoïdes. Seuls les types 2 (mitochondries à crêtes modifiées, mais bien reconnaissables) et 3 (mitochondries totalement remodelées) sont représentés chez les Mollusques. Le type 3 correspond aux espèces à

fécondation interne. Quant au type 2, on peut distinguer un type 2A (Bivalves) et 2B (Céphalopodes), si l'on adopte la nuance introduite par Idelman (1967) à la classification d'André.

2°) - AUTRES TYPES DE SPERMATOGENESES

Nous envisagerons globalement tous les types de spermatogenèse autres que celui décrit précédemment, c'est-à-dire tous ceux dont les produits obtenus ne sont pas strictement haploïdes. Nous parlerons dans tous ces cas de spermatogenèse "anormale" à l'instar de Galangau (1969).

a) Rappel historique et méthodes d'étude

En 1837 Von Siebold découvre chez Paludina vivipara deux sortes de spermatozoïdes : les filiformes et les vermiformes Meves, en 1903, élucide la formation des spermatozoïdes filiformes ou eupyrènes d'une part, des vermiformes ou oligopyrènes d'autre part. Kuschakewitsch (1913-1921) crée les termes de "atypique" et "typique" pour désigner les 2 types de spermatogenèse des Prosobranches. En 1930, O. Tuzet établit une remarquable mise au point sur les spermatogenèses des Prosobranches. Comme nous l'avons vu, cet auteur restreint le sens du terme "atypique" et reprend celui de "polymégalique" créé par Bowen en 1922 à propos des Hémiptères Pentatomidae, pour désigner des spermatozoïdes hyperpyrènes. A la suite de la synthèse de Tuzet, un grand nombre de Prosobranches ont été reconnus comme ayant une spermatogenèse anormale puisque, selon Franc (1968), "on peut estimer à plus de 180 le nombre de Prosobranches connus pour présenter une double spermatogenèse".

Le phénomène est aussi découvert chez d'autres Mollusques : l'Opisthobranche Haminea navicula (Dupouy, 1960), le Bivalve Montacuta tenella (Ocelmann, 1965) et le Pulmoné Milax gagates (Galangau, 1969).

Au cours des dernières années, de nouvelles méthodes d'investigation des spermatogenèses anormales se sont ajoutées à l'histologie classique. Par exemple : critères cytochimiques (Battaglia 1951), prospections au microscope électronique (Yasuzumi et Tanaka 1958, Gall 1961, Bulnheim 1962, etc ...), élaboration d'une technique de cytométrie statistique (Dupouy et Maurand 1965), utilisation de la cytophotométrie (Orfila et Streiff 1969, Indelicato et Streiff 1969).

b) Morphologie et structure

Il y a tant de variété dans la morphologie et la structure des spermatozoïdes anormaux, qu'il est impossible d'en décrire tous les types dans le cadre de cette étude. Nous nous limiterons aux exemples les plus caractéristiques.

Les spermatozoïdes filiformes sont constitués d'une tête nettement différenciée de la pièce intermédiaire. Ces spermatozoïdes diffèrent des haploïdes normaux de l'espèce :

- soit par leur taille nettement plus grande : ce sont des hyperpyrènes, encore appelés "polymégaliques", qui, hormis la taille ont les caractéristiques des spermatozoïdes de l'espèce. Ex. : Patella coerulea (Tuzet, 1930).

- soit par leur tête de constitutions différentes, les uns contenant davantage de chromatine (sushaploïdes), d'autres en contenant moins et donc peu colorables (subhaploïdes). Ex. : Haminea navicula type V selon Dupouy (1964) où les sushaploïdes ont une tête cordiforme chromatique, les subhaploïdes une tête effilée, pâle.

Fig. 1 - Corps vitellins (c. v.) dans l'ovocyte de Milax gagates (x 7 500).

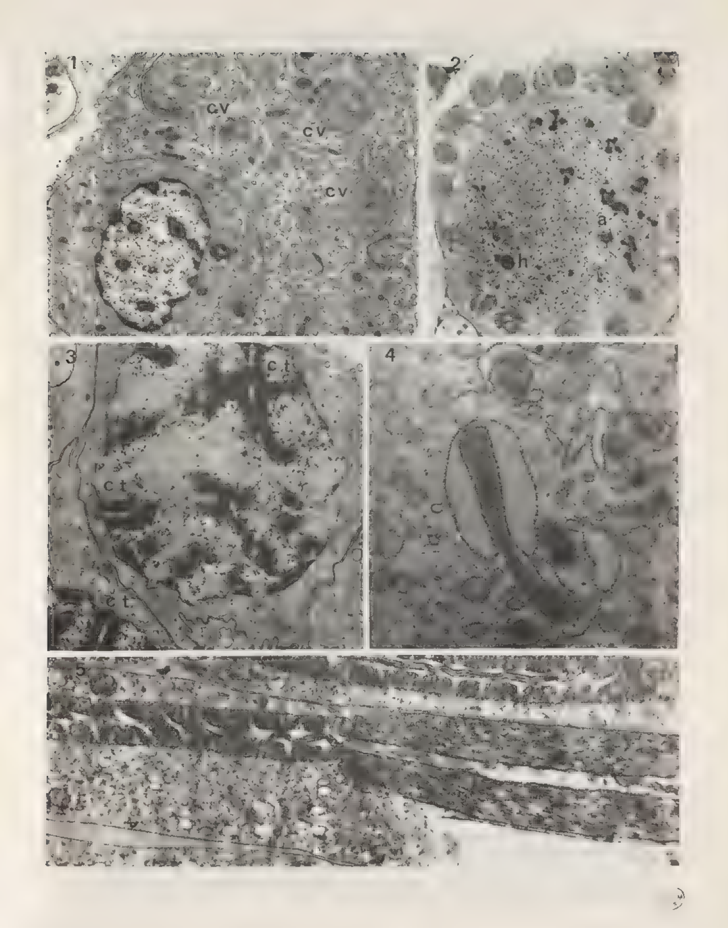
Fig. 2 - Début de la formation des chromosomes dans un spermatocyte de Columbella rustica (a = autosomes, h = hétérosome) (x 5 000).

Fig. 3 - Complexes tripartites (c. t.) dans un noyau de spermatocyte I de Murex trunculus (x 12 500).

Fig. 4 - Ovocyte de Milax gagates : un saccule d'ergastoplasme encapuchonne une mitochondrie étirée (x 37 000).

Fig. 5 - Coupe longitudinale d'une spermatide de Columbella rustica, montrant la tête et le segment mitochondrial, traversés respectivement par le flagelle axial et le flagelle postérieur (x 18 000).

(PHOTOS GALANGAU)


1
cv
cv
cv
2
a
h
3
c t
c t
c t
4
c
5

- soit par leurs flagelles qui peuvent être dédoublés. Ex. : Milax gagates. Dans ce cas très particulier, les centrosomes sont dédoublés et le manchon mitochondrial subit une évolution aberrante et complexe (Galangau 1969).

Les spermatozoïdes vermiformes n'ont ni tête ni pièce intermédiaire différenciées. Dans la masse cytoplasmique, généralement importante, le noyau subit une chromatolyse plus ou moins complète.

Chez les oligopyrènes la chromatolyse est stoppée avant la fin de la spermiogenèse ; il subsiste une vésicule nucléaire résiduaire. Ex. : Cerithium vulgatum. Les nombreux centrosomes localisés à la partie postérieure donnent chacun naissance à un flagelle. Dans le cytoplasme on reconnaît d'abondants chondriosomes et une vésicule chromatique Feulgen positive située entre l'acrosome et l'extrémité antérieure des racines flagellaires (Tuzet, 1930).

Chez les apyrènes la chromatolyse du noyau est totale. Ex. : Columbella rustica (Dupouy, Tuzet, Galangau, 1966). Le spermatozoïde possède des racines flagellaires, qui ont une structure caractéristique de flagelles normaux, en nombre variant de 34 à 72. A leur point d'émergence du cytoplasme, elles sont soutenues par des anneaux de soutien. Au cours de la spermiogenèse les mitochondries se désintègrent, le réticulum endoplasmique évolue en vésicules ergastoplasmiques qui disparaissent, tandis qu'apparaissent des "granules denses" ou "corps chromatiques" de nature mal élucidée.

c) Altérations des divisions cellulaires et du stock chromosomique

A la suite de Tuzet (1930) et Dupouy (1964), on peut envisager les possibilités suivantes.

Spermatogenèses sans division de maturation

1er cas. La spermatogonie ou le spermatocyte I se transforme directement en un spermatozoïde vermiforme apyrène. Ex. : Aporrhais pespelicani (Tuzet 1930). Le noyau se vacuolise et se dissout, le cytoplasme devient énorme (300 μ), les centrosomes se multiplient et donnent naissance à des racines flagellaires.

2e cas. La spermatogonie ou le spermatocyte I se transforme directement en un spermatozoïde diploïde ou polyploïde. Selon Orfila et Streiff (1969) à propos de Crepidula fornicata, "Il s'agit là d'un phénomène de spermatogenèse directe c'est-à-dire de la transformation d'une spermatogonie en spermatide sans l'intervention de division ou de processus meïotique. Une telle évolution est très rare et n'a guère été signalée jusqu'ici chez les Mollusques que chez Purpura par Portman (1930), Haminea navicula par Dupouy et Calyptraea sinensis par Streiff".

Spermatogenèses comportant une division de maturation

1er cas. Le spermatocyte I se transforme, après une division généralement asymétrique, en 2 spermatozoïdes vermiformes apyrènes. Ex. : Conus mediterraneus où la division dégénérative est précédée d'une polycentriolie (Dupouy 1964).

2e cas. Le spermatocyte I se transforme, après une division asymétrique, en 2 spermatides l'une sushaploïde et l'autre subhaploïde. Ex. : Haminea navicula type V où "après dissolution de la membrane nucléaire il y a un fuseau aberrant, apparemment unipolaire" (Dupouy 1964). Sur le fuseau 6 chromosomes privilégiés à l'opposé 18 : "nul doute que les premiers ne soient les précurseurs morphogènes des spermatozoïdes microcéphaliques".

Spermatogenèses comportant 2 divisions de maturation

Il est rare de trouver une deuxième division maturative dans les spermatogenèses anormales des Mollusques. Elle a cependant été mise en évidence sur quelques exemples.

1er cas. Les spermatocytes II, après une division asymétrique, donnent des spermatozoïdes vermiformes oligopyrènes (ou apyrènes). Ex. : Cerithium vulgatum.

2e cas. Les spermatocytes II subissent une division généralement asymétrique, donnant des spermatozoïdes filiformes. Ex. : chez Fasciolaria tulipa les 2 divisions meïotiques sont asymétriques, sur les 4 spermatozoïdes obtenus, 3 sont subhaploïdes et 1 sushaploïde.

d) Essai de classification

Morphologie	Caractéristiques nucléaires	Pièce intermédiaire	Flagelles	Exemples
Filiformes	Polyploïdes artioploïdes	+	1	*Patella coerulea*
		+	2	*Milax gagates*
	Aneuploïdes sushaploïdes	+	1	*Fasciolaria tulipa*
	Aneuploïdes subhaploïdes	+	1	*Fasciolaria tulipa*
Vermiformes	Oligopyrènes (chromatolyse subtotale)	-	plusieurs	*Cerithium vulgatum*
	Apyrènes (chromatolyse totale)	-	0	*Columba rustica*
		-	1	*Montacuta tenella*

3°) - OVOGENESE NORMALE

Dans l'ovaire ou l'ovotestis, il se forme, à partir d'une cellule-mère diploïde, un ovocyte de premier ordre également diploïde. En effet la phase de maturation n'a lieu qu'en dehors de la gonade. Ainsi chez les Mollusques, on ne trouve dans la gonade que 2 éléments sexués : les ovogonies et les ovocytes de premier ordre. C'est l'évolution de ceux-ci qui a été analysée et qui a permis d'établir une échelle rendant compte de leur lent accroissement.

a) Stades de l'ovogenèse

Raven (1958) considère que, dans la gonade, l'ovogenèse comporte deux grandes périodes : la prévitellogenèse, dominée par la fonction générative du noyau et la vitellogenèse, essentiellement végétative. Cette distinction est fondamentale, non seulement en morphologie descriptive, mais aussi dans l'analyse expérimentale. Toutefois la plupart des auteurs ayant entrepris une étude approfondie de l'ovogenèse, ont été amenés à subdiviser ces périodes.

Dupouy (1964), à la suite de Gaber et Prenant (1949), distingue 5 stades : stade I ovocyte primordial ; stade II ovocyte prévitellogénique caractérisé par des modifications chromosomiques initiales d'une prophase meïotique ; stade III ovocyte prévitellogénique perdant sa réaction nucléale tandis que le cytoplasme subit de profondes transformations structurales ; stade IV ovocyte vitellogénique à noyau éosinophile tandis que dans le cytoplasme se forme le vitellus ; stade V ovocyte mûr.

Ubbels (1968), modifiant l'échelle de Bretschneider et Raven (1951) décrit 4 stades chez Lymnaea stagnalis après une phase prémeïotique. Stade 1 ovocyte prévitellogénique amiboïde, libre ; stade 2 ovocyte prévitellogénique fixé, bordé de cellules folliculaires ; stade 3 ovocyte vitellogénique dont le cytoplasme se remplit de vitellus sauf dans une zone caractéristique "en forme de champignon" ; stade 4 ovocyte vitellogénique pédonculé dont le cytoplasme comporte une "zona radiata" périphérique.

En fait ces échelles ne sont pas incompatibles, comme le montre le tableau de concordance que nous proposons ci-après :

	Dupouy (1964)	Ubbels (1968)	Bretschneider et Raven (1951)
Ovocyte prémeïotique	St. I	Prémeïotique	
Ov. prévitellogénique 1	St. II	St.1	E
Ov. prévitellogénique 2	St. III	St.2	F
Ov. vitellogénique pédonculé	St. IV	St. 3 et 4	G
Ov. vitellogénique détaché	St. V		H

Il nous semble que la classification en 5 stades ainsi définis a une valeur universelle. Aussi serait-il souhaitable que des échelles particulières ne se multiplient pas afin de pouvoir comparer entre eux de façon judicieuse, les résultats d'observation ainsi que d'expériences.

b) Evolution du noyau

Evolution du caryoplasme. Durant le stade prémeïotique, le noyau de l'ovocyte est à l'état quiescent. Des prochromosomes ont été signalés (Fahmy 1949). Aux stades prévitellogéniques, on peut observer, chez Lymnaea stagnalis par exemple, les filaments grêles du stade leptotène puis les spirales strepsitènes qui se raccourcissent en bivalents diplotènes pour ensuite se disperser et perdre leur basophilie (Raven 1958). Le Prosobranche Theodoxia fluviatilis présente des phénomènes semblables : Alexenko (1929) y a observé les stades leptotène, bouquet, strepsitène ... Par contre, les modifications structurales des chromosomes prophasiques sont difficiles à déceler chez Murex trunculus (Dupouy 1964).

Evolution des nucléoles. L'intense évolution du nucléole chez Lymnaea stagnalis, qui a été bien décrite morphologiquement par Bretschneider et Raven (1951) et cytochimiquement par Ubbels (1969), peut être considéré comme un exemple assez général : il y a primitivement 2 nucléoles, l'eunucléole et le paranucléole plus petit (St. I et II) ; le paranucléole disparaît au st. III ; l'eunucléole qui subsiste évolue en amphinucléole (st. IV), où l'on distingue 2 zones, l'une basophile, l'autre éosinophile. Chez le Bivalve Barnea candida les 2 zones sont de tailles différentes. Selon Pasteels (1965) "c'est cette particularité qui a permis de différencier les 2 composants au microscope électronique" : le basophile est constitué de grains denses, l'acidophile de filaments tortueux.

Dans l'ovocyte en accroissement, l'activité secrétoire du nucléole est intense. Selon Bretschneider et Raven (1951), on peut distinguer 2 types de production : les intranucléolaires et les épinucléolaires.

Dans le premier cas des vacuoles de plus en plus volumineuses se développent dans le nucléole. C'est le "type à vésicules" de Franc (1951).

Dans le second cas le nucléole bourgeonne des corpuscules sphériques qui s'en détachent, traversent le caryoplasme et aboutissent dans le cytoplasme. Ces extrusions ont été observées par un grand nombre d'auteurs parmi lesquels on peut citer Ludford (1921-1922), Berthier (1948), Avry (1949-1950), Bridgeford et Pelluet (1952), Bolognari (1956), Bedford (1966). Enfin, chez Patella coerulea, Albanese (1964) a pu mettre en évidence le passage direct du nucléole entier à travers la membrane nucléaire.

c) Evolution des éléments cytoplasmiques

L'activité cytoplasmique des ovocytes est dominée par la formation du vitellus. Cette substance de réserve, relativement abondante chez tous les mollusques, est constituée de protides, de lipides et, dans une moindre proportion, de glucides (glycogène notamment).

Tous les éléments du cytoplasme participent à l'élaboration du vitellus, mais à des degrés divers selon les espèces considérées.

Le rôle actif de l'appareil de Golgi dans la sécrétion de grains de vitellus a été fréquemment mis en évidence, par exemple chez le Pulmoné Otala vermiculata (Gatenby, 1959), le Prosobranche Crepidula sp. (Worley et coll , 1960-1961), l'Opisthobranche Aplysia depilans (Bolognari, 1960), le Bivalve Anodonta sp. (Beams et Sekhon, 1966).

La participation du chondriome est aussi très générale et revêt un aspect particulier. Par exemple, chez Planorbis corneus les mitochondries se gonflent, puis se remplissent de particules protéiques et se transforment en grain de vitellus par disparition des crêtes et condensation de la matrice (Carasso et Favard, 1958 ; Favard et Carasso, 1958 ; Albanense et Bolognari, 1964). Décrivant la même évolution chez Agriolimax agrestis, Galangau (1969) fait remarquer "que les transformations mitochondriales pendant la vitellogenèse, ne sont pas sans analogie avec les phénomènes observés au cours de la constitution de la pièce intermédiaire du spermatozoïde (disparition des crêtes et remaniements de l'architecture mitochondriale)".

L'intervention du reticulum endoplasmique est aussi souvent mentionnée, mais cet organite agit surtout en liaison avec les mitochondries pour constituer ce qu'on désigne sous le nom de "noyaux vitellins" ou, mieux, de "corps vitellins". Décrits notamment chez Spisula solidissima (Rebhun, 1957), Mytilus sp. (Reverberi, 1966), Milax gagates (Galangau, 1969), les corps vitellins contiennent au centre des grains de vitellus en formation, accompagnés de microsomes, de saccules et de mitochondries, le tout étant entouré de lamelles concentriques d'ergastoplasme. Mais il peut aussi exister des associations plus simples telles que "l'encapuchonnement d'une mitochondrie très étirée par un saccule d'ergastoplasme à large lumière" (Galangau, 1969).

Signalons enfin que Beams et Sekhon (1966) ont fourni d'excellentes figures de microtubules situés dans les pédoncules des ovocytes adhérents du Bivalve Anodonta. Ils estiment que ces microtubules jouent un rôle de support et qu'ils favorisent peut-être le transfert de substances nutritives de la base de l'ovocyte à son sommet, où se localise le noyau.

4°) - AUTRES TYPES D'OVOGENESES

Nous étudierons globalement tous les types d'ovogenèses autres que le type normal, c'est-à-dire les ovogenèses aboutissant à des ovocytes présentant des anomalies nucléaires et/ou cytoplasmiques.

La tentation a toujours été grande de mettre en parallèle une "atypie" femelle avec l' "atypie", mâle. Ainsi dès 1935, Burger et Thornton parlaient d'"oeuf apyrène" pour désigner l'oocyte

stérile de Fasciolaria tulipa. En fait, les difficultés de comparaison proviennent des différences fondamentales qui existent entre les genèses mâle et femelle. En particulier, la phase de maturation n'intervenant dans la lignée femelle qu'avec la pénétration du spermatozoïde, si l'oeuf avorte à ce moment-là comment distinguer s'il s'agit d'une particularité ovocytaire ou d'un accident de fécondation ? Mais, pour l'instant, nous nous limiterons aux phénomènes intragonadiques.

a) Anomalies cytoplasmiques

Dans sa thèse (1964) Dupouy parle d'un "syndrome dystrophique des ovocytes primaires" chez Murex trunculus, Theodoxia fluviatilis et Haminea navicula Il semble bien, d'après les descriptions données qu'il s'agisse d'au moins 2 syndromes, l'un étant caractérisé par une hyperplasie, accompagnée de phagocytose pour les ovocytes de Murex trunculus, l'autre consistant en un blocage des ovocytes primaires en prévitellogenèse : des ovocytes "parvenus au terme d'un accroissement volumétrique équivalent à la fin du stade IV", sont dépourvus de vitellus. Cette déficience proviendrait peut-être d'une fécondation nucléolaire.

b) Anomalies nucléaires

Au niveau des gonades, des anomalies nucléaires ont été décelées par Dupouy (1964) dans les 3 espèces citées ci-dessus. Par exemple, chez Haminea navicula, des ovocytes primaires du stade III avortent par suite de 3 facteurs essentiels : "une certaine dysharmonie de la croissance nucléoplasmique, une hyperactivité secrétoire nucléolaire et la dissolution de la membrane nucléaire".

Chez Theodoxia fluviatilis, c'est au stade des ovogonies qu'on peut observer des noyaux "à condensation pycnotique" à côté d'autres "hypochromatiques".

c) Remarques sur la dégénérescence ovocytaire

Les ovogenèses anormales au niveau de l'ovocyte primaire, se traduisent le plus souvent par l'avortement des produits formés. Mais il ne faudrait pas considérer tous les cas de dégénérescence ovocytaire comme de l'"atypisme". La cytolyse des ovocytes dans la gonade est un phénomène fréquent qui affecte des ovocytes normaux, mais non émis, très souvent pour des causes externes (température, salinité, nourriture, etc ...). C'est le cas par exemple chez Lymnaea stagnalis où selon Joosse, Boer et Cornelisse (1968) "ripe oocytes ... degenerate in the acini of the ovotestis and are resorbed by their nurse cells".

Enfin, chez divers Bivalves (Mytilus edulis, Lubet 1959, Chlamys varia, Lucas 1965), on constate la présence d'"amas nécrotiques", correspondant à la dégénérescence sur place des éléments sexués aussi bien femelles que mâles. Coe et Turner (1938) les considéraient comme des "processus atypiques de spermatogenèse", ce qui n'a pas été confirmé depuis.

5°) - RELATION ENTRE GONOCYTES ET CELLULES VOISINES

a) Structure de la gonade

Les quelques remarques suivantes sont valables pour tous les types de gonades mâles, mixtes et femelles.

La gamétogenèse se déroule soit dans des acini soit dans des tubules. Cependant les auteurs ont souvent employé un vocabulaire fantaisiste (digitations, ampoules, saccules, lobules ...) ou erroné (follicules). En effet ce dernier terme désigne expressement l'ensemble des cellules nourricières qui entourent l'ovocyte et ne doit pas être pris comme synonyme d'acinus.

L'acinus (ou tubule) est constitué d'un épithélium germinatif soutenu par un tissu conjonctif à rôle d'emballage. Dans l'épithélium germinatif se différencieront selon les cas, soit des cel-

lules germinales ♀ ou ♂. En général on ne peut reconnaître ces différentes cellules que lorsque la différenciation est suffisamment avancée.

Chez certains Mollusques (la plupart des Bivalves et Scaphopodes) il n'existe pas de cellules nourricières. C'est le type de gonocytes "solitaires" défini par Korschelt et Heider et repris par Raven (1958, 1966).

b) Tissu alvéolaire

Chez la plupart des Bivalves, qu'ils soient pourvus ou non de cellules nourricières, on constate que lorsque les acini (mâles ou femelles) ne contiennent pas encore de produits sexuels, ils sont envahis par un tissu vésiculeux, qui forme une sorte de maillage interne. Ce maillage disparaît à la formation des gamètes, mais réapparaît aussitôt après leur élimination et même lorsqu'il subsiste des gamètes résiduels. Signalé par divers auteurs ce tissu a été bien décrit par Lammens (1967) à propos de Macoma balthica. L'auteur parle de "follicule cells" mais aussi de "alveolar system". Ce dernier terme nous paraît le seul correct et nous proposons de désigner cette formation sous le nom de "tissu alvéolaire", ce qui caractérise son aspect morphologique et permet de le distinguer du "tissu vésiculeux" extra-acineux décrit par Bargeton (1942).

Le tissu alvéolaire a manifestement un rôle de soutien, il permet aux acini, vides de leurs produits sexuels, de ne pas être écrasés. Mais il doit aussi avoir un rôle nourricier, lorsque, détruit, il se mêle aux produits sexuels formés.

c) Les cellules nourricières de la lignée mâle

Les cellules nourricières, situées contre la paroi de l'acinus ont généralement un contour sinueux, un cytoplasme acidophile abondant et un noyau rond ou de forme irrégulière. Elles prennent souvent une forme amiboïde, développant comme c'est le cas chez Cipangopaludina malleata des pseudopodes extrêmement fins autour de la tête des spermatides (Yasuzumi et al. 1959). La couronne des spermatides ou des spermatozoïdes qui les pénètrent leur donne un aspect caractéristique qui rappelle celui des cellules de Sertoli des Vertébrés, selon une suggestion de Aubry (1954). Cette terminologie est adoptée par certains auteurs, par exemple Joosse et al. (1968).

Les cellules nourricières sont abondantes chez les Gastropodes. Ainsi Tuzet (1930) en a décrit dans une dizaine d'espèces de Prosobranches. Elles existent aussi dans les acini mixtes des Opisthobranches et des Pulmonés, où elles sont très différentes des cellules folliculaires. Bien que plus rares chez les Bivalves, on peut cependant les y rencontrer. Ex. : Scrobicularia plana (Lucas, 1965).

Dans certains cas les cellules nourricières jouent sur place un rôle de phagocytose vis-à-vis d'éléments abortifs de la lignée mâle. Le fait a été signalé chez Agriolimax et Lymnaea stagnalis (Aubry 1954).

d) Les cellules nourricières de la lignée femelle

Se rapportant à la lignée femelle, on peut distinguer 2 types de cellules nourricières : les folliculaires et les géantes

Plusieurs cellules folliculaires entourent un ovocyte. Par exemple, chez Lymnaea stagnalis, il y a deux couches de cellules nourricières : une interne constituée de 6 cellules (rarement 7) ayant une disposition constante, et une externe où les cellules sont moins caractéristiques et en nombre variable. Les cellules de la couche interne laissent leur empreinte sur l'ovocyte et déterminent sa polarité (Ubbels, Bezem et Raven, 1969). A la fin de l'ovogenèse, les cellules folliculaires régressent et dégénèrent. Mais cette cytolyse peut apparaître très tôt, dès le début de l'accroissement des ovocytes qui s'en nourrissent : c'est le cas du Prosobranche Lamellaria perspicua (Renault, 1965).

Les cellules nourricières géantes, découvertes par Gatenby (1919) chez la Testacelle, ont été récemment étudiées chez Milax gagates par Galangau (1969). Leur énorme cytoplasme se charge de gouttelettes lipidiques, qui grossissent et se multiplient tandis que les organites cytoplasmiques disparaissent et que le noyau devient pycnotique, ce qui provoque la dégénérescence de la cellule.

e) Origine et différenciation des cellules nourricières et des cellules germinales

L'épithélium d un acinus mixte est constitué de cellules, toutes semblables à l'origine, qui deviendront des gamètes ou des cellules nourricières. Comment les distinguer ? Selon Dupouy (1964), chez Theodoxia fluviatilis la différenciation est "anarchique", les cellules germinales des 2 sexes se mêlent, ainsi que les cellules nourricières, que l'on ne distingue pas entre elles. Par contre dans les acini de nombreux Pulmonés (Ex. : Lymnaea) ou d'Opisthobranches (Ex. : Aplysia), spermatogenèse et ovogenèse sont topographiquement distinctes et, en général, dans la lignée mâle il y a une cellules nourricière pour plusieurs gonocytes, tandis que dans la femelle il y a plusieurs cellules nourricières pour un gonocyte. Sur des exemples aussi nets, on peut donc facilement distinguer les cellules nourricières des 2 lignées et les désigner respectivement par les termes "cellules de Sertoli" et "cellules folliculaires".

Cette distinction a été précisée chez Helix aspersa par Guyard (1970), qui a montré que la différenciation "à partir d'éléments tous identiques" se faisait "successivement en cellules mâles, cellules nourricières, cellules femelles, cellules folliculeuses". Lors de la première division d'une protogonie, la cellule-fille située du côté de la paroi devient "nourricière" par suite d'un cytoplasme riche en réserves, l'autre cellule-fille située dans la lumière devient spermatogonie, mais reste en contact avec la nourricière, ce qui infirme les observations d'Ancel (1903) qui considérait les cellules nourricières comme déterminant femelle. La différenciation femelle, selon Guyard n'a lieu que lorsque "la lumière gonadique est encombrée par la poussée spermatogoniale" car les protogonies pariétales vont alors évoluer sur place en ovocytes.

II - *Gonade embryonnaire*

Des activités sexuelles de deux types peuvent exister chez les Mollusques qui ne sont pas encore adultes : ce sont la néoténie et les manifestations précoces de la sexualité.

1°) - NEOTENIE

Ce phénomène apparait épisodiquement chez les Mollusques. Il a été signalé par Thorson (1965) pour Capulus hungaricus se développant sur les opercules de Turritelles. Il est régulier chez les mâles larvaires, encore incubés par la femelle, chez le Bivalve Montacuta phascolionis (Deroux, 1960). Selon Ockelmann (1964) Turtonia minuta serait un Veneridae néoténique et Cyclopecten perplexus, décrit par Soot-Ryen, un Pectinidae néoténique, ces deux espèces naines se reproduisant à la taille de 1 mm.

Thiriot-Quievreux (1967) a montré que chez Atlanta lesueuri (Hétéropode) l'ébauche de pénis apparaît chez la véligère, avant la métamorphose, mais il n'y a pas de gamétogenèse à ce stade, bien que les cellules germinales soient tôt différenciées

2°) - MANIFESTATIONS PRECOCES DE L'ACTIVITE SEXUELLE

D'après ce que nous avons établi pour les Bivalves (Lucas 1966), nous retiendrons deux types de phénomènes sexuels précoces qui se distinguent chronologiquement et topographiquement.

a) Gamétogenèse juvénile

Ce phénomène correspond à une manifestation fugace et abortive de la sexualité. Il apparaît chez des individus jeunes, pendant la mise en place de la glande génitale. Cette gamétogenèse se déroule dans les tubules qui constituent l'ébauche de gonade et se situent, topographiquement, entre la région péricardique (leur origine) et la base du pied (leur aboutissement). Normalement les tubules ne contiennent que des cellules indifférenciées. Dans certaines conditions et chez certaines espèces, on note la présence d'éléments sexués, ayant les caractéristiques suivantes :

- les éléments sexués ne sont jamais abondants,

- ils sont accompagnés de nombreuses cellules phagocytaires,

- les cellules sexuées peuvent appartenir à la lignée mâle ou à la lignée femelle ou aux deux à la fois, même chez les espèces qui sont gonochoriques à l'état adulte,

- le phénomène se déroule avec intensité tout au long de l'année, même chez les espèces qui présentent normalement un cycle sexuel marqué.

La sexualité juvénile a été mise en évidence chez un certain nombre de Bivalves : Veneridae, Glycymeridae, Pectinidae (Lucas, 1966, 1968, 1969), Lucinidae (Monnat, 1970) et Mytilus edulis (Le Gall, 1971).

b) Gamétogenèse postlarvaire

Nous avons nommé gamétogenèse postlarvaire (Lucas 1966) toute genèse, complète ou non, de gamètes qui se déroule parmi les initiales germinales situées dans la région péricardique, avant toute migration vers l'emplacement de la gonade définitive. Chronologiquement elle précède la gamétogenèse juvénile et elle s'en distingue par des critères de topographie histologique. Ce phénomène a été signalé par Ansell (1961) chez Venus striatula. En fait il s'agit d'une gamétogenèse anarchique, restreinte, fugace et les rares produits formés ne peuvent être fonctionnels par suite de l'absence de tout canal évacuateur.

2ème partie - LE DEVENIR DES GAMETES HORS DE LA GONADE

I - La lignée mâle

1°) - EMISSION DES SPERMATOZOIDES

L'émission de spermatozoïdes libres est fréquente soit chez les espèces à fécondation interne (Ex. : la plupart des Prosobranches) soit chez les espèces à fécondation externe (Ex. : la plupart des Bivalves). Toutefois, il existe aussi des cas de transport du sperme, sous forme de spermatophores ou à l'aide de cellules spécialisées.

a) Spermatophores

Les spermatophores existent chez la plupart des Céphalopodes et des Pulmonés stylommatophores. Le spermatophore est confectionné dans l'épiphallus qui lui confère une forme spécifique, tandis que le flagellum peut sécréter un filament terminal plus ou moins long.

Des spermatophores, généralement moins structurés, existent aussi dans d'autres groupes par exemple Deroux (1961) en signale chez le Bivalve Mysella bidentata. Divers Gastropodes en possèdent · le Basommatophore Ancylus lacustris (Moquin-Tandon 1855) ; des Prosobranches : Diodora nubecula (Medem 1945), Odostomia sp. (Robertson, 1966) et de nombreuses espèces de Neritacea (Fretter et Graham 1962) ; des Opisthobranches : Haminea navicula (Dupouy 1964) et trois espèces d'Aeolidiens selon Tardy (1965), qui conclut "il est donc possible que le transport du sperme par spermatophore soit beaucoup plus fréquent qu'on ne le soupçonne chez les Gastéropodes". Ce sera notre conclusion.

b) Spermatozeugma et cellules porteuses

D'après Ankel (1926) d'énormes spermatozoïdes apyrènes et polycentriolaires, recueillent un certain nombre de spermatozoïdes et les transportent. Cette formation particulière, qui porte le nom de spermatozeugma, a été décrite dans les genres Clathrus, Lanthina, Cerithiopsis, etc ...

Très souvent aussi des cellules nourricières deviennent porteuses et servent de support lors du transfert du sperme. Ce serait le cas, par exemple pour Littorina (Ankel, 1930), Montacuta (Oldfield, 1959), Haminea navicula (Dupouy, 1964).

Chez le Bivalve Tapes decussatus, Vilela (1941) a signalé l'existence de "spermatophores". En fait, il s'agit selon nous, de formations semblables aux "spermatodesmes" qui ont été décrits chez les Insectes . à partir d'une cellule nourricière, il se forme un bâtonnet riche en protéine sur lequel s'implante par leur tête, toute une série de spermatozoïdes isogéniques. Ceci existe aussi chez Scrobicularia plana.

Enfin, le rôle phorétique des spermatozoïdes vermiformes, net chez Goniobasis laqueata (Woodward, 1940) ne saurait être généralisé.

2°) - LYSE DES SPERMATOZOIDES

Les spermatozoïdes sont très souvent détruits en quantité lors du passage entre l'appareil mâle et femelle. Mais leur destruction peut aussi être intense à l'intérieur même de ces deux appareils.

Chez les hermaphrodites, le sperme élaboré par un individu peut être détruit dans l'appareil reproducteur de cet individu. Ceci arrive très fréquemment dans le canal hermaphrodite de Lymnaea stagnalis (Joosse et al. 1968) ou de Helix pomatia (Breucker 1964) par exemple.

Toujours chez les hermaphrodites, ce peut être le partenaire qui détruise le sperme reçu. C'est le cas, par exemple chez Lymnaea stagnalis (Horstmann, 1955) et Planorbis corneus (Alaphilippe, 1955). Quant à Thompson et Bebbington (1969) ils ont montré que les spermathèques d'Aplysia depilans, A. punctata et A. fasciata fonctionnent uniquement pour digérer les gamètes et proposent de l'appeler "glande gamétolytique".

Chez les gonochoriques des faits semblables ont été mis en évidence. Par exemple, la femelle de Nucella lapillus possède, en relation avec le receptacle seminal, une "ingesting gland" (Fretter et Graham, 1962) dont les cellules digèrent les spermatozoïdes.

II - La lignée femelle

1°) - EMISSION DES OVOCYTES

C'est toujours un ovocyte bloqué à la prophase meïotique qui est émis comme le montrent les tableaux suivants :

Espèces à fécondation interne Ex. Stenoglosses (D'après Staiger, 1950)	
Localisation du gamète	Evolution nucléaire du gamète
Ovaire ou ovotestis	Prophase I
Gonoducte et autres voies génitales	(Pénétration du spermatozoïde)
Intérieur d'une ponte ou milieu aquatique libre	Télophase I + g p 1. 2ème division de maturation + g p 2 (fusion des nuclei)

Espèces à fécondation externe Ex. Bivalves (d'après Longwell et Stiles, 1968)	
Localisation du gamète	Evolution nucléaire du gamète
Ovaire ou (rarement) ovotestis	Prophase I
Emission dans le milieu extérieur	Fin de Prophase I ou Metaphase I (Pénétration du spermatozoïde)
Milieu aquatique libre	Télophase I + g p 1 2ème division de maturation + g p 2 (Fusion des nuclei)

Nous n'insisterons pas sur les modalités bien connues de l'émission : la plupart des Mollusques déposent une ponte caractéristique, parfois très élaborée (par exemple capsules des Prosobranches). Cependant, l'émission des gamètes ♀ de Bivalves et de Scaphopodes est libre, ce qui correspond à une fécondation externe.

Ajoutons qu'un certain nombre de Gastéropodes (marins, dulçaquicoles, terrestres) sont ovovivipares.

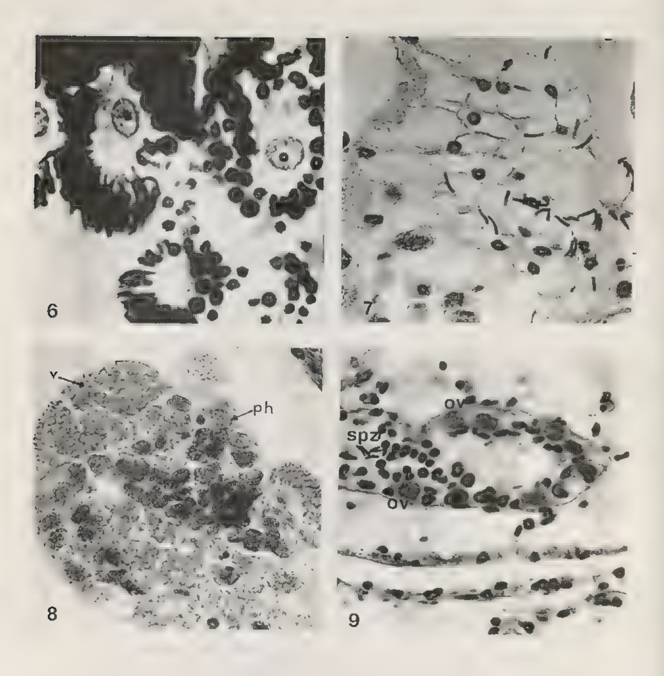


Fig. 6 - Cellules nourricières entourées de spermatides chez Scrobicularia plana (photo A. LUCAS). (x 2 000).

Fig. 7 - Acinus de Lucinoma borealis envahi par le tissu alvéolaire, dans le maillage duquel il subsiste quelques spermatides et spermatozoïdes. (photo J. Y. MONNAT). (x 1 500).

Fig. 8 - Dégénérescence in situ d'un ovocyte de Lucinoma borealis, par suite de l'activité d'une multitude de phagocytes (ph) détruisant les plaquettes vitellines (v). (photo J. Y. MONNAT) (x 1 000).

Fig. 9 - Extrémité d'un tubule d'une gonade en formation chez Lucinoma borealis. On y reconnaît des éléments sexués peu abondants : spermatozoïdes (spz) et ovocytes (ov.). (photo J. Y. MONNAT). (x 1 000).

2°) - LYSE DES GAMETES FEMELLES ET ADELPHOPHAGIE

Un certain nombre d'ovocytes émis avortent. Dans la plupart des cas, ces gamètes, après avoir été fécondés ou non, sont phagocytés par ceux qui se développent : c'est le phénomène d' "adelphophagie" où l'embryon privilégié se nourrit aux dépens des autres, appelés "oeufs nourriciers".

Le phénomène est particulièrement répandu chez les Prosobranches où Franc (1943) l'a recensé pour 75 % des Sténoglosses, 19 % des Taenioglosses et 6 % des Rhipidoglosses. L'intensité du phénomène peut être considérable la proportion d'oeufs nourriciers est de 60 % chez Pisania maculata, de 95 % chez Buccinum undatum et Murex trunculus et de 95 à 98 % chez Theodoxus fluviatilis (Dupouy 1964).

L'expression "oeufs nourriciers" est très imprécise, car il s'agit non seulement de zygotes avortés, mais aussi d'ovocytes ou de jeunes bastules. Staiger (1950) a établi une classification basée sur leur degré de développement.

Le déterminisme des "oeufs nourriciers" est encore mal connu. Pour beaucoup, la cause de l'avortement provient d'une ovogenèse anormale. Nous avons déjà signalé l'avortement intragonadique ; des phénomènes de même type, surtout dûs à des anomalies caryologiques, se poursuivent hors de la gonade, notamment dans les oothèques. Par exemple, chez Theodoxus fluviatilis (Dupouy 1964) il peut y avoir, lors de mitose équationnelle de la meïose, rejet du couple d'hétérochromosomes. Par la suite "le noyau ovulaire n'est pas constitué ; nul chromosome ne se transforme par "gonflement", en caryomère alors que cette phase préparatoire paraît, selon Raven (1958) absolument indispensable à la constitution du pronucléus femelle.

Mais les "oeufs nourriciers" proviennent aussi des accidents de fécondation. Selon Staiger (1950) la polyspermie, relativement fréquente, serait responsable de 25 % des oeufs nourriciers des Sténoglosses.

Conclusion

Il est bien connu que les Mollusques présentent une extrême variété de types de gamétogenèses et qu'ils constituent en ce sens un matériel de choix pour les études de sexualité.

- Nous avons pu constater dans la première partie que les études récentes sont très nombreuses en microscopie électronique et en cytochimie. Ces deux méthodes descriptives apportent de précieux éléments à la cytophysiologie. C'est ainsi que les observations fines permettent de supposer 3 voies d'élaboration des substances qui donneront le vitellus. En effet, les matériaux bruts pourraient être transformés soit dans les cellules nourricières (et passeraient dans l'ovocyte par pont cytoplasmique ou pinocytose) soit dans le noyau (cf. activité nucléolaire) soit dans le cytoplasme de l'ovocyte (cf. activité des microsomes). Ces matériaux élaborés seraient ensuite transformés en grains de vitellus par l'appareil de Golgi, le réticulum endoplasmique et/ou les mitochondries. Tel est le schéma que suggère l'observation et qui demande à être vérifié expérimentalement.

Dans la recherche des cellules qui sont à l'origine des diverses lignées, le succès n'a pas été aussi général. Le plus souvent, il semble qu'avant toute différenciation caractérisée (correspondant à la phase d'accroissement), les cellules de l'épithélium germinatif ont la même structure et la même constitution, quelle que soit leur destinée ultérieure : trophique ou sexuelle, mâle ou femelle, normale ou anormale. Mais l'étude récente de Guyard (1970) sur Helix aspersa permet de poser le problème sur de nouvelles bases.

- Dans la seconde partie, malgré sa brièveté, nous avons pu constater que les gamètes ayant quitté la gonade, peuvent avoir des sorts très différents. Avant de devenir oeuf fécondé, l'ovocyte doit subir une série de transformations nucléaires qui, très souvent sont sources de tératogenèses et d'avortements. Dans ce cas les ovocytes n'auront pas un rôle reproducteur, mais nourricier. Quant aux gamètes mâles, bien qu'ils soient achevés quand ils quittent la gonade, ils subissent eux-aussi des destructions considérables lors de leur transfert ou de leur stockage. Des esprits finalistes pourraient y voir un énorme "gaspillage". Mais si l'on considère ce phénomène sur le plan des échanges énergétiques, on s'aperçoit que la production de sperme (qui en plus des spermatozoïdes peut contenir des cellules nourricières mortes ou vivantes, des sécrétions organiques, des hormones et, chez les hermaphrodites, parfois même des ovocytes avortés (Choquet, 1970) est le résultat d'une nutrition excédentaire, que son stockage n'est autre qu'une mise en réserve et que la spermatolyse (chez le producteur ou le partenaire) permet de recouvrer une énergie chimique, temporairement figée. Ainsi envisagés, les échanges par l'appareil reproducteur ne sont pas seulement sexuels, ils sont aussi trophiques, au moins chez certains Mollusques à fécondation interne, en particulier chez les hermaphrodites (Pulmonés, Opisthobranches) et chez ceux qui ont des spermatozoïdes vermiformes (Prosobranches).

Bibliographie

ALAPHILIPPE F. (1955) - Altération des spermatozoïdes dans la poche copulatrice de Planorbis corneus L. C. R. Acad. Sci., Paris, t. 241, p. 1225-1227.

ALBANESE M. P. (1964) - Passaggio di nucleoli altraverso la membrana nucleare neghi ovociti in accrescimento di Patella coerulea L. (Moll. Gastr. Pros.). Experientia, 20, p. 550-551.

ALBANESE M. P. et BOLOGNARI A. (1964) - Mitocondri, zone del Golgi et glbuli vitellini negli ovociti in accrescimento di Planorbis corneus L. (Moll. Gastr. Polm.). Experientia, 20, p. 29-30.

ALEXENKO B (1929) - Ueber den sexuellen Kerndimorphismus bei den Prosobranchiern. I. Zur Kenntnis der sexuellen Kerndimorphismus bei der Neritina fluviatilis auf Grund der Beobachtung der Heterochromosome bei der Spermato und Ovogenese. Zeits. f. Zellf. u. Mik. Anat., 8, p. 80-124.

ANCEL P. (1903) - Histogenèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia L. Thèse Sci., Nancy, n° 16, p. 389-652.

ANDRE J. (1962)- Contribution à la connaissance du chondriome. Etude de ses modifications ultrastructurales pendant la spematogenèse. J. ultrastruct. Res. Supplement 3, p. 1-185.

ANKEL W.E. (1926) - Spermiozeugmenbildung durch atypische (apyrene) une typische Spermien bei Scala und Janthina. Verh. dtsch. Zool. Ges. Zool. Anz. Suppl. 2, p. 193-202.

ANKEL W.E. (1930) - Uber das Vorkommen und die Bedeutung zwittriger Geschlechtzellen bei Prosobranchien. Biol. Zbl. 50, p. 513-531.

ANSELL A.D. (1961) - The development of the primary gonad in Venus striatula (da Costa). Proc. Malac. Soc., London, 34, p. 243-247.

ARVY L. (1949) - Modifications morphologiques du nucléole au cours de l'ovogenèse chez Limnaea stagnalis L. Bull. Soc. Zool. Fr., 74, p. 151-152.

ARVY L. (1950) - Données histologiques sur l'ovogenèse chez Dentalium entale Deshayes. Arch. Biol., 61, p. 187-196, 1 pl.

AUBRY R. (1954) - La lignée mâle dans la glande hermaphrodite de Limnaea stagnalis adulte. C. R. Seanc. Soc. Biol., 148, p. 1856-1858.

AUBRY R. (1954) - Les éléments nourriciers dans la glande hermaphrodite de Limnaea stagnalis adulte. C. R. Seanc. Soc. Biol., 148, p. 1626-1629.

AUBRY R. (1954) - La structure de l'acinus et la lignée femelle dans la glande hermaphrodite de Limnaea stagnalis adulte. C. R. Seanc. Soc. Biol., 148, p. 1498-1500.

BARGETON M. (1942) - Les variations saisonnières du tissu conjonctif vésiculeux de l'huître. Bull. Biol. Fr. Belg., 76, p. 175-191.

BATTAGLIA B. (1951) - Ricerche sulla spermatogenesi atipica dei Gasteropodi Prosobranchi. I. Alcune osservazioni citochemiche sulla spermatogenesi atipica dei Columbella rustica L. Boll. Zool. Ital., 18, p. 41-47.

BEAMS H. W. et SEKHON S. S. (1966) - Electron microscope studies on the oocyte of the fresh-water mussel (Anodonta) with special reference to the stalk and mechanism of yolk deposition. J. Morph., 119, p. 477-502, 9 pl.

BEDFORD L. (1966) - The electron microscopy and cytochemistry of oogenesis and the cytochemistry of embryonic development of the prosobranch gastropod Bembicium nanum L. J. Embryol exp. Morph., 15, p. 15-37.

BEEMAN R. (1970) - An autoradiographic study of sperm exchange and storage in a sea hare, Phyllaphysia taylori, a hermaphroditic gastropod (Opisthobranchia, Anaspidea). J. exper. Zool., 175, (1), p. 125-132.

BEEMAN R. (1970) - An autoradiographic and phase contrast study of spermatogenesis in the anaspideam opisthobranch Phyllaphysia taylori. Dall. Arch. Zool. Exp. Gen., 111, (1), p. 5-22, 7pl.

BERTHIER J. (1948) - Le fer dans l'ovogenèse chez Planorbis corneus L. Bull. Biol. Fr. Belg., 82, p. 61-78.

BOLOGNARI A. (1956) - Ulteriori ricerche sugli ovociti in accrescimento di Aplysia depilans L. (Moll. Gast. Opis.). Archo. Zool. Ital., 41, p. 241-259.

BOLOGNARI A. (1960) - Yolk formation in oocytes of Patella coerulea L. and Aplysia depilans L. as observed in the electron microscope. Nature, 186, p. 490-491.

BOURCART C., LAVALLARD R. et LUBET P. (1965) - Ultrastructure du spermatozoïde de la Moule (Mytilus perna von Ihering). C. R. Acad. Sci., Paris, t. 260, p. 5096-5099.

BRETSCHNEIDER L. H. et RAVEN C. P. (1951) - Structural and topochemical changes in the egg cells of Limnaea stagnalis during oogenesis. Archs. néerl. Zool., 10, p. 1-31.

BREUCKER H. (1964) - Cytologische Untersuchungen des Zwitterganges und des Spermioviduktes von Helix pomatia L. Protoplasma, 58, p. 1-41.

BRIDGEFORD H. B. et PELLUET D. (1952) - Induced changes in the cells of the ovotestis of the slug Deroceras reticulatum (Müller), with special reference to the nucleolus. Can. J. Zool., 30, p. 323-337.

BULHEIM H. P. (1962) - Elecktronenmikroskopische Untersuchungen zur Feinstruktur der atypischen Spermatozoen von Opalia crenimarginata. Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat., 56, p. 371-386.

BURGER J. W. et THORNTON C. (1935) - A correlation between the food-eggs of Fasciolaria tulipa and the apyrene spermatozoa of Prosobranch Mollusca. Biol. Bull., 68, p. 253-257.

CARASSO N. et FAVARD P. (1958) - L'origine des plaquettes vitellines de l'oeuf de Planorbe. C. R. Acad. Sci., Paris, t. 246, p. 1594-1597.

CHOQUET M. (1970) - Etude cytologique du changement de sexe au cours du cycle naturel de Patella vulgata. L. C. R. Acad. Sci., Paris, t. 271, p. 1387-1390.

COE W. R. et TURNER H. T. (1938) - Development of the gonads and gametes in the soft-shell Clam. (Mya arenaria). Journ. Morph., 62, p. 91-111.

DEROUX G. (1960) - Formation régulière de mâles mûrs, de taille et d'organisation larvaire chez un Eulamellibranche commensal (Montacuta phascolionis Dautz.). C. R. Acad. Sci., Paris, t. 250, p. 2264-2266.

DEROUX G. (1961) - Rapports taxonomiques d'un Leptonacé non décrit Lepton subtrigonum Jeffreys (nomen-nudum-1873). Cahiers de Biol. Marine, 2, p. 99-153.

DUPOUY J. (1960) - Phénomènes dégénératifs, spermatozoïdes atypiques et oocytes atypiques chez un Opisthobranche Haminea navicula Da Costa. La Cellule, 61, (2), p. 99-106.

DUPOUY J. (1964) - La teratogenèse germinale mâle des Gastéropodes et ses rapports avec l'oogenèse atypique et la formation des oeufs nourriciers. Arch. Zool. Exp. Gen., 103, p. 217-368.

DUPOUY J. et MAURAND J. (1965) - Le polymorphisme spermien des Prosobranches. Nouvelle méthode d'identification ; ses rapports avec la spermiogenèse des Vermiformes. Arch. Anat. microsc. morph. exp., 54, p. 871-894.

DUPOUY J., TUZET O. et GALANGAU V. (1966) - Ultrastructure de la spermatide atypique dans la lignée apyrène de Columbella rustica L. (Gastéropode, prosobranche). C. R. Acad. Sci., Paris, t. 262, p. 2251-2254.

FAHMY O. G. (1949) - Oogenesis in the desert snail Eremina desertorum with special reference to vitellogenesis. Q. jl. microsc. Sci., 90, p. 159-181.

FAIN-MAUREL M. A. (1966) - Acquisitions récentes sur les spermatogenèses atypiques. Année Biol., (4), 5, p. 513-564.

FAVARD P. et CARASSO N. (1958) - Origine et ultrastructure des plaquettes vitellines de la Planorbe. Arch. Anat. Microsc. Morph. Exp., 47, p. 211-234.

FRANC A. (1943) - Etude sur le développement de quelques Prosobranches marins. Thèse Sci., Alger, p. 1-153.

FRANC A. (1951) - Oogenèse et évolution nucléolaire chez les Gastéropodes Prosobranches. Ann. Sc. Nat. Zool., 2e sér., 13, p. 135-142.

FRANC A. (1968) - Classe des Gastéropodes. in Traité de Zoologie, t. V, fasc. II, p. 1-893.

FRANZEN A. (1955) - Comparative morphological investigations into the spermiogenesis among Mollusca. Zool. Bidr. Upps., 30, p. 399-456.

FRANZEN A. (1956) - On spermiogenesis, morphology of the spermatozoon and biology of fertilization among Invertebrates. Zool. Bidr. Upps., 31, p. 355-482.

FRETTER V. et GRAHAM A. (1962) - British Prosobranch Molluscs. Ray. Soc., London, p. 1-756.

GABE M. et PRENANT M. (1949) - Contribution à l'histologie de l'ovogenèse chez les Polyphacophores. La Cellule, p. 53-99.

GALANGAU V. et TUZET O. (1968) - Les mitochondries pendant la spermatogenèse d'Octopus vulgaris Lmk : observations au microscope électronique. C. R. Acad. Sci., Paris, t. 267, p. 1735-1737.

GALANGAU V. et TUZET O. (1968) - L'acrosome d'Octopus vulgaris Lmk : observations au microscope électronique. C. R. Acad. Sci., Paris, t. 267, p. 1462-1464.

GALANGAU M. V. (1969) - Etude en microscopie électronique de la gamétogenèse de Milax gagates Drap. (Gastéropodes, Pulmonés, Limacidae). Evolution des ultrastructures au cours de la spermatogenèse chez différents types de Mollusques. Thèse Univ., Montpellier, 152 p., 35 pl.

GALL J. G. (1961) - Centriole replication. A study of spermatogenesis in the snail Viviparus. J. biophys. biochem. cytol., 10, p. 163-193.

GALTSOFF P. S. et PHILPOT D. E. (1960) - Ultrastructure of the spermatozoon of the Oyster Crassostrea virginica. J. ultrastruct., Res. 3, p. 241-253.

GATENBY J. B. (1919) - Notes on the dimorphic spermatozoa of Paludina and the giant nurse-cells of Testacella and Helix. Q. jl. microsc. Sci., 63, p. 363-401.

GATENBY J. B. (1959) - Notes on the gametogenesis of a pulmonate mollusc : an electron microscope study. Cellule, 60, p. 289-300.

GRASSE P. P. et TUZET O. (1927) - Sur le bâtonnet chromatique de la tête des spermatozoïdes. C. R. Acad. Sci., Paris, t. 185, p. 608-610.

GRASSE P. P., CARASSO N. et FAVARD P. (1955) - L'ultrastructure de la spermatide d'Escargot (Helix pomatia) : chromosomes, enveloppes nucléaires, centrosome. C. R. Acad. Sci., Paris, t. 241, p. 1430-1431.

GRASSE P. P., CARASSO N. et FAVARD P. (1956) - Les ultrastructures cellulaires au cours de la spermiogenèse de l'Escargot (Helix pomatia L.). Evolution des chromosomes, du chondriome, de l'appareil de Golgi, etc ... Ann. Sc. Nat. Zool., ser. 11, 18, p. 339-380, pl. 1-12.

GRASSE P.P., CARASSO N. et FAVARD P. (1956) - Evolution de l'ultrastructure mitochondriale au cours de la formation du segment intermédiaire du spermatozoïde de l'Escargot (Helix pomatia L.). C. R. Acad. Sci., Paris, t. 242, p. 1933-1935.

GUYARD A. (1970) - Aspects ultrastructuraux de la différenciation gonocytaire au début de l'organogenèse de la glande hermaphrodite d'Helix aspersa Müll. (gastéropode pulmoné). Bull. Soc. Zool. Fr., 95, p. 471-474.

HIGASHI S. (1964) - Electron microscope studies on spermatogenesis of the fresh-water mussel Hyriopsis schlegetti. Bull. Jap. Soc. Scient. Fish, 30, p. 564-569.

HORSTMANN H. J. (1955) - Untersuchungen zur Physiologie der Begattung und Befruchtung der Schlammschnecke Lymnaea stagnalis L. Z. Morph. Okol. Tiere, 44, p. 222-268.

IDELMAN S. (1960) - Evolution de la spermatogenèse chez un Mollusque Prosobranche Turitella communis. Proc. Eur. Conf. Electron. micr., 2, p. 942-946.

IDELMAN S. (1967) - Données récentes sur l'infrastructure du spermatozoïde. Année Biol., 6, p.113-190.

INDELICATO I. et STREIFF W. (1969) - Etude statistique et cytophotométrique de la dimégalie des spermatozoïdes chez Patella coerulea L. Mollusques, Gastéropodes, Prosobranches. C.R. Acad. Sci., Paris, t. 268, p. 2091-2094, 2 fig., 1 tabl.

JACOB J (1959) - Sex chromosomes in melanid snails. I. Paludomus tanschaurica (Gmel.). J. Zool. Soc. India, (11), 1, p. 17-25.

JOOSSE J., BOER M.H. et CORNELISSE C.J. (1968) - Gametogenesis and oviposition in Lymnaea stagnalis as influenced by gamma-irradiation and huger. Symp. Zool. Soc. Lond., n° 22, p. 213-235.

KAYE J. S. (1958) - Changes in the fine structure of nuclei during spermiogenesis. J. Morph., 103, p. 311-321.

KUSCHAKEWITSCH S. (1913) - Studien über den Dimorphismus der männlichen Geschlechtselemente bei den Prosobranchia (Conus und Vermetus). Arch. f. Zellforsch. u. Mikrosk. Anat., 10, p. 237-323.

KUSCHAKEWITSCH S. (1921) - Studien über den Dimorphismus der mannlichen Geschlechtselemente bei den Prosobranchia. II. Orithium vulgatum. Arch. f. Zellforsch. u. Mikrosk. Anat., 15, p. 313-369.

LAMMENS J. J. (1967) - Growth and reproduction in a tidal flat population of Macoma balthica (L.). Netherlands J. Sea Res., 3, (3), p. 315-382.

LE GALL P. (1971) - Organogenèse de la gonade chez Mytilus edulis L. Haliotis, 1, p. 31-32.

LONGO F. J. et DORNFELD E. (1967) - The fine structure of the spermatid differenciation in the Mussel, Mytilus edulis. J. ultrastruct. Res., 20, p. 462-480.

LONGO F. J. et ANDERSON E. (1969) - Speriogenesis in the surf clam Spisula solidissima with special reference to the formation of the acrosomal vesicle. J. ultrastruct. Res., 27, p. 435-443.

LONGWELL A. C. et STILES S. S. (1968) - Fertilization and completion of meiosis in spawned eggs of the american oyster Crassostrea virginica Gmelin. Caryologia, 21, p. 65-73.

LUBET P. (1959) - Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés (Mollusques Bivalves). Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 23, p. 387-548.

LUCAS A. (1965) - Recherches sur la sexualité des Mollusques bivalves. Bull. Biol. Fr. Bel., 99, p. 115-247.

LUCAS A. (1966) - Manifestation précoce de la sexualité chez quelques Mollusques bivalves. Lav. Soc. Malac. Ital., 3, p. 153-158.

LUCAS A. (1968) - Mise en évidence de l'hermaphrodisme juvénile chez Venerupis decussata (L.) (Bivalvia, Veneridae). C. R. Acad. Sci., Paris, t. 267, p. 2332-2333.

LUCAS A. (1969) - Remarques sur l'hermaphrodisme juvénile de quelques Veneridae (Bivalvia). Malacologia, 9, p. 275-276.

LUDFORD R. J. (1921) - The behaviour of the nucleolus during oogenesis, with special reference to the mollusc Patella. Journ. R. microsc. Soc., p. 121-133.

LUDFORD R. J. (1922) - The morphology and physiology of the nucleolus. Part I. The nucleolus in the germ-cell cycle of the mollusc Limnaea stagnalis. Journ. R. microsc. Soc., p. 259.

MEDEM F. von, 1945 - Untersuchungen üben die Ei- und-Spermawikstoffe bei marinen Mollusken. Zool. Jahrb. Zool., 61, p. 1-44.

MEVES F. (1900) - Ueber den von V. La Valette Saint-George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikrosk. Anat., 56, p. 553-606.

MEVES F. (1903) - Ueber oligopyrene und apyrene spermien und über ihre Entwicklung nach Beobachtungen and Paludina und Pygaera. Arch. f. mikrosk. Anat., 61, p. 1-84.

MONNAT J.-Y. (1970) - Introduction à l'étude de la reproduction chez Lucinoma borealis (L.) (Bivalvia, Lucinacea). Thèse 3e cycle, Brest, 82 p.

MOQUIN-TANDON A. (1855) - Histoire Naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France. Baillière édit., Paris.

NIIJIMA L. et DAN J. (1965) - The acrosome reaction in Mytilus edulis I. Fine structure of the intact acrosome. J. Cell. Biol., 25, p. 243-248.

OCKELMANN K.V. (1965) - Redescription, distribution, biology and imorphous sperm of Monticula tenella Loven (Mollusca, Leptonacea). Ophelia, 2, p. 211-222.

OLDFIELD E (1959) - The embryology of Lasaea rubra (Montagu) and the functional morphology of Kellia suborbicularis (Montagu), Montacuta ferruginosa (Montagu) and M. substriata (Montagu). (Mollusca, Lamellibranchiata). Ph. D. Thesis, London

ORFILA C. et STREIFF W. (1969) - Etude de la teneur en A.D.N. des spermatozoïdes polygaliques chez Crepidula fornicata L. Mollusques. Gastéropodes. Prosobranches. C. R. Acad. Sci., Paris, t. 268, p. 1948-1950.

PASTEELS J.J. et DE HARVEN E. (1962) - Etude au microscope électronique du spermatozoïde d'un mollusque bivalve Barnea candida. Arch. Biol. Belg., 73, p. 445-463.

PASTEELS J.J. (1965) - Aspects structuraux de la fécondation vus au microscope électronique. Arch. Biol., 76, p. 463-509.

PASTEELS J.J. (1965) - Etude au microscope électronique de la vésicule germinative et de son flétrissement dans l'oeuf de Barnea candida (Mollusque Bivalve). Arch. Biol., 76, p. 5-24.

PERSONNE P. (1965) - Etude cytochimique du dérivé mitochondrial du spermatozoïde de la testacelle : recherche des protéines et des lipides. J. microscopie, 4, p. 627-642, 2 pl.

POCHON-MASSON J. et GHARAGOZLOU I.D. (1970) - Particularité morphologique de l'acrosome dans le spermatozoïde de Tapes decussatus L. (Mollusque Lamellibranche). Ann. Sc. Nat. Zool., 12e sér., p. 171-180.

PORTMAN A. (1930) - Die atypische Spermatogenese bei Buccinum undatum L. und Purpura lapillus L Ein Beitrag zur Analyse der Spermiendimorphismus der Prosobranchiern. Zetschr. f. Zellforsch. u Mikrosk. Anat., 12, p. 307-326.

RAVEN C. P. (1958) - Morphogenesis. The analysis of Molluscan development. Pergamon Press, London, p. 1-310.

RAVEN C.P. (1966) - Morphogenesis The analysis of Molluscan development. Pergamon Press, London, 2e éd., p. 1-366.

REBHUN L. I (1957) - Nuclear changes during spermiogenesis in a Pulmonate snail. J biophys biochem. cytol., 3, p. 509-524.

REBHUN L.I. (1957) - Nuclear changes during spermatogenesis in a Pulmonate snail. J. biophys. biochem. cytol., 3, p. 509-524.

RENAULT L. (1965) - Observations sur l'ovogenèse et sur les cellules nourricières chez Lamellaria perspicua (L.). Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 2e sér., 37, p. 282-284.

RETZIUS G. (1906) - Die spermien der Gasteropoden. Biol. Unters. N.F., 13, p. 1-36.

REVERBERI G. (1966) - Electron microscopy of some cytoplasmic structures of the oocytes of Mytilus. Expl. Cell. Res., 42, p. 392-394.

ROBERTSON R. (1966) - The life history of Odostomia bisuturalis and Odostomia Spermatophores. (Gastropoda, Pyramidellidae). Yb. Am. Phil. Soc., p. 368-369

SIEBOLD C.T. (1837) - Fernere Beobachtungen über die Spermatozoan der wirbellosen Thiere. II. Die Spermatozoen der Paludina vivipara. Arch. Anat. Physiol. und wiss. Med., p. 232-255.

STAIGER H. (1950) - Zur Determination der Nähreier bei Prosobranchiern. Rev. Suisse Zool., 57, p. 496-503.

STREIFF W. (1971) - Rapports entre les spermatogenèses typiques, polymégaliques et atypiques chez quelques Prosobranches. Haliotis, 1, p. 35-36.

TARDY J. (1965) - Spermatophores chez quelques espèces d'Aeolidiidae (Mollusques Nudibranches). C.R. Séances Soc. Biol., 160, p. 369-371.

THIRIOT-QUIEVREUX C. (1967) - Apparition précoce de l'ébauche de l'appareil copulateur chez Atlanta lesueuri Souleyet (Moll. Hétéropode) C. R. Acad. Sci., Paris, t. 265, p. 130-132

THOMPSON T. et BEBBINGTON A. (1969) - Structure and function of the reproductive organs of three species of Aplysia (Gastropoda : Opisthobranchia). Malacologia, 7, p. 347-380.

THORSON G. (1965) - A neotonous dwarf-form of Capulus ungaricus (L.) (Gastr. Pros.) commensalistic on Turritella communis Risso. Ophelia, 2, (1), p. 175-210.

TUZET O. (1930) - Recherches sur la spermatogenèse des Prosobranches. Thèse, p. 96-226.

TUZET O., MANIER J.-F. et GALANGAU V. (1966) - Structure du noyau et présence d'un filament de nature flagellaire dans le noyau des spermatides et des spermatozoïdes de Columbella rustica (Gastéropode, Prosobranche). C.R.Acad. Sci., Paris, 262, p. 1728-1730, 1 pl.

TUZET O., MANIER J.-F et GALANGAU V. (1966) - Ultrastructure des mitochondries au cours de la spermatogenèse de Columbella rustica L. (Gastéropode, Prosobranche). C. R. Acad. Sci., Paris, t. 262, p. 1264-1265, 2 pl.

TUZET O., MANIER J.-F. et GALANGAU V. (1966) - La formation de l'acrosome chez Columbella rustica L. (Gastéropode, Prosobranche). C.R.Acad. Sci., Paris,, t. 262, p. 288-289, 3 pl.

UBBELS G.A. (1966) - Morphological and cytochimical aspects of oogenesis in Limnaea stagnalis L. Arch. Neerland. Zool., 16, p. 544-547.

UBBELS G.A. (1968) - A cytochimical study of oogenesis in the pond snail Limnaea stagnalis. Thèse Sci, Utrecht, 168 p., 54 fig.

UBBELS G.A., BEZEM J.J. et RAVEN C.P. (1969) - Analysis of follicle cell patterns in dextral and sinistral Limnaea peregra. J. embryol. exp. Morph., 21, p. 445-466.

VALLMITJANA L. (1968) - Consideraciones sobre la morphologia y propriedas de la mitochondrias. P. instituto biol. apl., 45, p. 65-80.

VILELA H (1941) - Notas sobre a biologia da ameijoa (Tapes decussatus L.). I Crescimento, II Variaçao sazonal das gonadas. Trav. Stat. Biol. Marit., Lisboa, 47-48, p. 1-17.

WALKER M. et Mac GREGOR H. C. (1968) - Spermatogenesis and the structure of the mature sperm in Nucella lapillus L. J. Cell Sci., 3, p. 95-104.

WOODWARD T. M (1940) - The function of the apyrene spermatozoa of Goniobasis laqueata. Say. J. exp. Zool., 85, p. 103-123.

WORLEY L. G. et HERSHENOV B. (1960) - Electron microscopy of the elaboration of protein yolk by the Golgi complex during the early development of Crepidula. Anat. Rec., 138,p. 391.

WORLEY L. G. et MORIBER L. G. (1961) - The origin of protein yolk from the Golgi apparatus in Gastropods. Trans. N. Y. Acad. Sci., 23, p. 252-256.

YASUZUMI G. et TANAKA H. (1958) - Spermatogenesis in animals as revealed by electron microscopy VI Researches on the spermatozoon. Dimorphismin a pond snail, Cipangopaludina malleata. T. Biophys. Biochem. Cytol., 4, p. 621-632.

YASUZUMI G., TANAKA H., TEZUKA O. et NAKANOS S., 1959 - The ultrastructure of organelles appearing in spermatids and nutritive cells of Cipangopaludina malleata. Z. Zellforsch. u. Mikrosk. Anat., 50, p. 632-643.

Table des matières

Haliotis, vol. 1, n° 2, p. 215-228, (1971)

NATURE ENDOCRINE DES SUBSTANCES RESPONSABLES DE L'ORGANOGENESE ET DU CYCLE DES TRACTUS GENITAUX CHEZ LES GONOCHORIQUES ET LES HERMAPHRODITES

*par J. Le Breton**

Introduction

De très nombreux travaux descriptifs concernent l'organogenèse et le cycle des tractus génitaux des mollusques hermaphrodites et des mollusques gonochoriques.

Frappés par le synchronisme étroit qui existe entre les états de la gonade et le développement du tractus génital au cours de cycles sexuels, la plupart des auteurs ont fait état de liens humoraux directs entre la gonade et le tractus génital.

Ils furent renforcés dans leur opinion par l'observation de nombreux cas de castration parasitaire où le tractus génital subit une atrophie importante en même temps que la gonade régresse.

O. Linke émet d'ailleurs en 1934 l'hypothèse d'un contrôle endocrine de la gonade sur le tractus génital et en particulier sur le pénis, chez la Littorine.

De telles hypothèses nécessitaient d'être vérifiées et complétées par des recherches expérimentales dans le but de déterminer les facteurs responsables de l'organogenèse et du cycle des tractus génitaux.

* Laboratoire Maritime, Faculté des Sciences de Caen, 14 - LUC-SUR-MER.

A - RAPPORTS ENTRE LA GONADE ET LE TRACTUS GENITAL

I - *Contrôle de la gonade sur le fonctionnement du tractus génital*

Une série de résultats fait état de relations humorales entre la gonade et le tractus génital.

. - A la suite de J. Filhol (1938) et de M. Abeloos (1943), P. Laviolette met en évidence, en 1954, des corrélations humorales entre la glande hermaphrodite et la partie glandulaire du tractus génital (principalement la glande de l'albumine et l'ovispermiducte) chez les Pulmonés Stylommatophores.

Il opère sur 3 arionidés : Arion rufus, Mesarion subfuscus, Kolbertia hortensis et sur 3 limacidés : Limax maximus, Limax flavus et Agriolimax agrestis.

Comme M. Abeloos (1944), il divise la croissance de ces espèces en 3 phases successives.

- Une phase infantile et une phase juvénile au cours desquelles les voies génitales restent très réduites et sans formation glandulaire. La phase juvénile se distingue de la phase infantile par l'apparition de la lignée femelle dans la gonade.

- Une phase de maturité qui commence avec la crise de puberté. Les annexes glandulaires du tractus génital apparaissent et se développent rapidement pour entrer en fonction.

L'ablation de la gonade en phase post-pubérale entraîne une atrophie très nette de la glande de l'albumine et de l'ovispermiducte.

Lorsqu'elle est enlevée chez des individus prépubères, la glande hermaphrodite régénère aux dépens du canal hermaphrodite. La gonade néoformée assure alors chez le castrat devenu adulte le développement normal des annexes glandulaires.

La greffe d'un fragment de gonade adulte en fin de spermiogenèse chez des animaux juvéniles et chez des animaux séniles (adultes de petite taille à développement retardé par la sécheresse estivale, dont l'appareil génital n'a pas dépassé le stade juvénile) a pour conséquence le développement précoce et rapide de la glande de l'albumine et de l'ovispermiducte.

Chez des individus prépubères préalablement castrés un greffon de glande génitale adulte en fin de spermiogenèse inhibe la régénération de la gonade de l'hôte et peut être considéré comme l'unique foyer germinal actif. Dans ce cas encore le greffon entraîne le développement des annexes glandulaires.

D'autre part, un greffon de gonade plus jeune reste sans effet quelque soit l'âge du porte greffe.

La glande de l'albumine et l'ovispermiducte de jeunes individus implantés chez des adultes, évoluent rapidement et acquièrent une activité glandulaire.

Ces résultats montrent que le développement des annexes glandulaires du tractus génital est lié par voie humorale à la glande hermaphrodite et à l'état physiologique de celle-ci.

. - Plus récemment H. Gottfried, R. I. Dorfman, E. Forchielli et P. E. Wall (1967) ont montré chez Ariolimax californicus que les stéroïdes de la gonade régissent la libération d'un inhibiteur cérébral de la croissance de la glande de l'albumine.

L'ensemble de ces travaux relatifs aux Pulmonés Stylommatophores établit clairement un contrôle par voie humorale de la gonade sur le développement de la glande de l'albumine et de l'ovispermiducte.

II - Cas d'indépendance de la gonade et du tractus génital

P. Brisson (1967, 1970) a obtenu des résultats différents des précédents chez 7 espèces de Pulmonés Basommatophores et en particulier chez Bulinus truncatus.

La castration de Bulins et Planorbes matures ou submatures ne provoque pas de régression du tractus génital dont les glandes annexes continuent à élaborer des sécrétions.

Opérée chez les jeunes Bulins la castration ne provoque pas même de retard chronologique du développement du tractus génital.

B - FACTEURS RESPONSABLES DE LA MORPHOGENESE ET DE LA DEDIFFERENCIATION DU TRACTUS GENITAL

Les résultats exposés jusqu'à présent concernent le fonctionnement des annexes glandulaires mais ils ne précisent pas les facteurs responsables de la morphogenèse du tractus génital.

Des études ont été orientées sur la recherche de ces facteurs de la morphogenèse par W. Streiff, sur les Calyptreidae puis sur les Littorinidae.

I - Tractus génital mâle des espèces hermaphrodites

Depuis les travaux de W. R. Coe (1942), H. Kleinsteuber (1913), M. Giese (1915), H. N. Gould (1917), H. Ishiki (1936-1939), il est bien établi chez les Calyptreidae, espèces hermaphrodites protandres, que le tractus génital subit chez le jeune une organogenèse dans le sens mâle suivie d'une phase de plein développement pendant la période d'activité mâle. Il subit ensuite une véritable métamorphose au moment du changement de sexe pour devenir un tractus génital femelle totalement différent par sa morphologie et par son emplacement chez l'animal.

Le cycle du tractus génital conduit à distinguer les facteurs de la sexualisation qui régissent l'organogenèse du tractus dans le sens mâle ou dans le sens femelle et les facteurs de dédifférenciation qui eux ne correspondent pas forcément à un phénomène de sexualisation (la régression du pénis par exemple ne correspond pas nécessairement à un phénomène de féminisation).

Des cultures "in vitro" d'organes isolés ou associés ainsi que des ablations d'organes "in situ" ont permis à W. Streiff en 1966-1967 de mettre en évidence les facteurs de la sexualisation et les facteurs de dédifférenciation chez Calyptraea sinensis, retrouvés en 1969 par P. Lubet et W. Streiff chez Crepidula fornicata.

En ce qui concerne le tractus génital mâle, l'essentiel des recherches a porté sur le pénis.

1°) - LE PENIS EST UN ORGANE NEUTRE

Cultivés pendant plus de 200 jours sur milieu anhormonal, des ébauches péniales, des pénis développés d'individus en phase mâle et des pénis régressés d'individus en phase femelle n'ont manifesté aucune évolution ni involution.

Cette notion de neutralité établie par W. Streiff est fondamentale car, dès lors, toute modification-développement ou régression- implique nécessairement l'intervention d'un facteur actif.

2°) - FACTEUR RESPONSABLE DE LA MORPHOGENESE DU PENIS

Le facteur responsable de la morphogenèse du pénis est émis par le tentacule oculaire droit des individus en phase mâle active et se retrouve dans l'hémolymphe.

Chez la Calytrée, le pénis d'individus en phase femelle associé à distance au tentacule oculaire droit d'individus en phase mâle active ou bien mis en présence de l'hémolymphe mâle, acquiert à nouveau les caractères morphologiques (cuilleron, gouttière déférente) et les caractères physiologiques (élongation, contractibilité et mobilité) propres à la phase mâle.

Chez la Crépidule, le territoire morphogénétique du pénis prélevé sur les individus en phase femelle acquiert dans les mêmes conditions une ébauche péniale.

Ce facteur morphogénétique existe pendant toute la phase mâle active.

P. Lubet et W. Streiff ont montré que le pénis de la Crépidule régénère après ablation. Lors de l'ablation simultanée du tentacule et du pénis celui-ci ne régénère qu'après que le tentacule se soit reformé.

Cette substance de nature hormonale existe également chez les animaux en phase femelle, mais elle présente au cours de la vie de l'individu un gradient d'intensité mis en évidence par W. Streiff chez la Calyptrée : son action est nulle chez les animaux immatures, maximum en phase mâle active, moyenne au cours du changement de sexe et faible en phase femelle.

Le pénis est donc mis en place par l'action morphogénétique d'une substance présentant les caractères d'une hormone (action à distance, diffusibilité dans le milieu de culture, présence dans l'hémolymphe). Cette substance, active surtout pendant la phase mâle, est libérée par le tentacule oculaire droit.

3°) - FACTEUR REPONSABLE DE LA REGRESSION DU PENIS

Le facteur de régression du pénis a été mis en évidence pour la première fois par W. Streiff en 1966 sur la Calyptrée : le système nerveux central d'un individu en phase femelle déclenche la régression du pénis d'un individu en phase mâle active qui lui est associé in "vitro". Le pénis régresse de même sous l'action de l'hémolymphe femelle.

Ces observations retrouvées par P. Lubet et W. Streiff (1969) chez la Crépidule ont été précisées par N. Silberzahn, W. Streiff, J. Le Breton et P. Lubet (1969) : le facteur de régression du pénis est émis par les ganglions nerveux et les ganglions pédieux des individus en phase femelle, ces ganglions entraînant la régression brutale des pénis qui leur sont associés sur milieu de culture.

Ce facteur de régression existe également chez les individus en phase mâle et N. Silberzahn, dans un travail encore inédit, a pu mettre en évidence un gradient d'intensité au cours du cycle sexuel : il apparaît chez le jeune en phase mâle et son activité est d'autant plus importante et rapide que l'animal est plus gros et âgé (et par conséquent plus proche de la phase femelle).

Cette activité du complexe pédio-pleural est masquée chez les individus en phase mâle par l'action des ganglions cérébroïdes W. Streiff et P. Lubet (1969) ont montré en effet que l'ablation des ganglions cérébroïdes entraîne chez les individus en phase mâle la régression du pénis.

4°) - ETUDE DES AUTRES PARTIES DU TRACTUS GENITAL MALE

L'étude des autres parties du tractus génital n'a encore été faite que par W. Streiff en 1966-1967 sur la Calyptrée. La gouttière déférente et la vésicule séminale sont elles aussi des organes neutres. La gouttière déférente est soumise aux mêmes facteurs d'organogenèse et de régression que le pénis.

La coexistence chez un même individu du facteur morphogénétique mâle et du facteur de dédifférenciation pose le problème de leurs rapports au cours du cycle sexuel.

Les résultats déjà exposés concernant les gradients d'intensité, obtenus par W. Streiff chez la Calyptrée et par N. Silberzahn chez la Crépidule, montrent que l'agent de dédifférenciation est faible par rapport au facteur morphogénétique chez le jeune en phase mâle. Progressivement, plus l'individu grossit et approche de la phase femelle, plus l'agent dédifférenciateur est fort et le facteur morphogénétique peu actif.

Le cycle du tractus génital mâle, morphogenèse chez le jeune, maintien chez l'adulte, regression chez la femelle, est déterminé par le jeu de deux substances antagonistes, l'une émise au niveau du tentacule oculaire droit est responsable de l'édification et du maintien du tractus mâle, l'autre diffusant à partir des ganglions pédio-pleuraux assure la régression du pénis et de la gouttière déférente à partir du changement de sexe.

II - Tractus génital femelle des espèces hermaphrodites

En ce qui concerne le tractus génital femelle, les recherches n'ont encore été faites que sur la Calyptrée par W. Streiff, en 1966-1967.

Le tractus génital femelle est neutre. Cultivé dans son ensemble, sur milieu anhormonal, il ne présente ni évolution ni involution.

L'ébauche du tractus génital femelle ne présente aucune modification lors de son association sur milieu de culture avec le système nerveux de femelles âgées en repos sexuel, ou de femelles après la ponte ou de femelles en vitellogenèse avant la ponte.

Seuls les systèmes nerveux et plus précisément les ganglions cérébroïdes des individus changeant de sexe sont capables d'entraîner la différenciation du tractus génital dans le sens femelle.

Ainsi le facteur responsable de la morphogenèse du tractus génital femelle n'est émis que pendant un temps très court par les ganglions cérébroïdes des animaux au moment du changement de sexe.

Il est possible à présent d'établir un schéma général des facteurs endocriniens entrant en jeu au cours du cycle génital chez les hermaphrodites (fig. 1).

III - Tractus génital mâle des espèces gonochoriques

Chez l'espèce gonochorique Littorina littorea, le cycle du tractus génital est normalement synchrone de celui de la gonade. Après la période de reproduction au printemps, le pénis ne régresse pas mais tombe, puis repousse (Le Breton, 1970).

Au cours d'une étude sur le jeûne, l'évolution du pénis s'est révélée en fait indépendante de l'état physiologique de la gonade (Le Breton, 1969) : cet organe pousse, se maintient et tombe, conservant son cycle annuel chez des animaux dont la gonade est totalement régressée par le jeûne, de la même façon que chez des individus témoins nourris.

Les recherches préliminaires sur les facteurs responsables de la morphogenèse du tractus génital chez la Littorine ont permis de mettre en évidence par des cultures d'organe l'existence de processus analogues à ceux observés chez les Calyptreidae (Streiff et Le Breton, 1970 a).

- Le pénis et le territoire morphogénétique correspondant à celui du pénis chez la femelle, sont des organes neutres.

- Le tentacule oculaire droit de mâles actifs déclenche sur le territoire morphogénétique du pénis prélevé sur des femelles adultes l'apparition d'une ébauche pénienne. Ce facteur de masculinisation du tractus émis par le tentacule n'a pas été retrouvé chez les femelles comme celà fut le cas chez les Calyptreidae.

- Le système nerveux central de femelles adultes manifeste une action dédifférenciatrice sur le pénis en déclenchant des phénomènes comparables semble-t-il à ceux qui précèdent sa chute : nécrose de l'extrémité distale ou bien dédifférenciation totale ou bien encore, phénomène le plus caractéristique, nécrose de la région basale et de la région glandulaire.

Chez la Littorine, le pénis s'édifie donc, comme chez les Calyptreidae, sous l'action d'un facteur morphogénétique émis par le tentacule oculaire droit. Ce facteur n'a cependant pas été retrouvé chez la femelle adulte.

Comme chez les hermaphrodites, la chute du pénis semble déclenchée par l'intervention d'un agent dédifférenciateur émis par le système nerveux central. Cet agent n'a encore été mis en évidence que chez la femelle et doit être recherché chez le mâle.

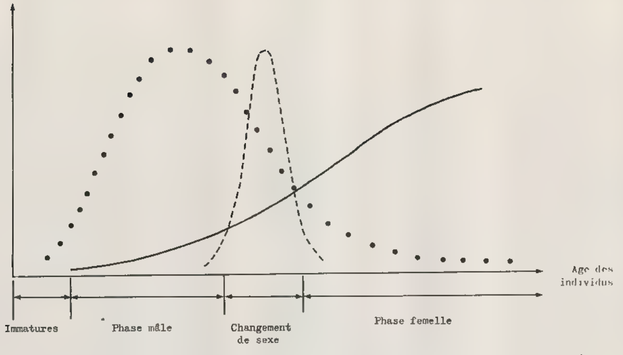
IV - Interspécificité

Bien que les résultats obtenus chez la Littorine soient encore incomplets, l'analogie des mécanismes déjà mis en évidence concernant l'organogenèse et la dédifférenciation de l'organe copulateur, entre les espèces hermaphrodites et l'espèce gonochorique, a amené les auteurs à effectuer des études comparées interspécifiques "in vitro".

1°) INTERSPECIFICITE ENTRE LES ESPECES HERMAPHRODITES

Il est apparu que le facteur morphogénétique mâle n'est pas spécifique de chacune des deux espèces hermaphrodites Calyptraea sinensis et Crepidula fornicata :

Le tentacule oculaire droit de Calyptrée en phase mâle déclenche la formation d'une ébauche pénienne et d'une gouttière déférente sur le territoire morphogénétique du pénis prélevé sur des crépidules juvéniles.



• • • •: facteur responsable de la morphogénèse du pénis, émis par le tentacule oculaire droit.

------: facteur d'origine cérébrale responsable de la morphogénèse du tractus génital femelle.

———: facteur de régression du pénis, émis par le complexe pedio-pleural.

– Fig. I –

(d'après W. STREIFF 1967)

De même, le tentacule oculaire droit de Crépidule en phase mâle entraîne la réapparition des caractères morphologiques et physiologiques propres à la phase mâle sur des pénis réduits prélevés sur des Calyptrées en phase femelle.

Le facteur de dédifférenciation agit également entre les deux espèces hermaphrodites : les tractus génitaux mâles de Calyptrée et de Crépidule régressent quand ils sont associés au complexe pédio-pleural de l'autre espèce (Streiff, Le Breton, Silberzahn, 1970).

2°) - INTERSPECIFICITE ENTRE LES ESPECES HERMAPHRODITE ET GONOCHORIQUE

Les associations reprises entre l'espèce hermaphrodite Crepidula fornicata et l'espèce gonochorique Littorina littorea (Streiff et Le Breton, 1970 b) ont mis également en évidence l'activité interspécifique des facteurs de la morphogenèse et de la différenciation.

Le tentacule oculaire droit de Littorines mâles adultes déclenche l'apparition du pénis sur le territoire morphogénétique correspondant prélevé sur la Crépidule en phase femelle.

Inversement le tentacule oculaire droit de Crépidule en phase mâle entraîne la formation d'une ébauche péniale sur le territoire morphogénétique correspondant de la Littorine femelle.

Le système nerveux central de Littorine femelle provoque la régression du pénis de Crépidule en phase mâle et inversement le système nerveux de Crépidule en phase femelle déclenche sur le pénis de Littorine les phénomènes précédant la chute.

L'ensemble de ces derniers résultats permet de conclure à une interspécificité totale des facteurs de la morphogenèse et de dédifférenciation aussi bien entre les espèces hermaphrodites qu'entre les espèces hermaphrodites et gonochoriques.

Conclusion

Les résultats des cultures organotypiques, encore très fragmentaires, dégagent quelques faits fondamentaux pour l'étude de la différenciation sexuelle du tractus génital.

- Les tractus génitaux sont neutres.

- Un facteur responsable de la morphogenèse du tractus génital mâle est émis par le tentacule oculaire droit tandis que le facteur de dédifférenciation de ce tractus a pour origine le complexe pédio-pleural.

Il existe également un facteur neuroendocrinien d'origine cérébrale émis chez les hermaphrodites au moment du changement de sexe et qui est responsable de la morphogenèse du tractus génital femelle.

La non spécificité de ces facteurs a été mise en évidence.

Il y a une grande analogie des processus de la réalisation du sexe des tractus génitaux chez les hermaphrodites et chez les gonochoriques.

Il apparaît donc que la différenciation sexuelle n'est pas sous la dépendance directe de la gonade.

De nombreuses observations sont en accord avec cette notion d'indépendance.

Chez Calyptraea et Littorina, la castration parasitaire totale n'affecte pas obligatoirement le tractus génital.

De même une régression totale de la gonade à la suite d'un jeûne prolongé est sans répercussion sur le développement du pénis.

M. de Larambergue (1939) a observé des cas de mauvais synchronisme entre le développement du tractus génital et celui de la gonade chez Limnea.

O. Lusis (1961) a remarqué chez Arion rufus des cas où il y a un retard dans le développement de la gonade alors que le tractus génital se met en place.

P. Brisson (1967) signale qu'une castration totale n'affecte pas le développement ni le fonctionnement du tractus génital chez les Pulmonés Basommatophores.

Si l'ensemble de ces résultats plaide en faveur de l'indépendance du tractus génital vis-à-vis de la gonade cette notion est cependant en apparente contradiction avec de très nombreux cas décrits de corrélation entre une régression plus ou moins marquée de la gonade et une atrophie plus ou moins forte du tractus génital : P. Garnault (1889), P. Pelseneer (1906), E. Wesenberg-Lund (1931), J. Chalaux (1935), M. de Larambergue (1939), L. Avry (1952), M. Brunnacker-Daur (1955), J. Joosse (1964), M. W. Harry (1965).

L'indépendance du tractus génital semble aussi en contradiction avec les résultats de P. Laviolette chez les Arionidae et les Limacidae.

L'opposition entre ces deux séries de résultats et d'observations, l'une plaidant en faveur de l'indépendance du tractus génital vis-à-vis de la gonade, l'autre établissant un contrôle de la gonade sur le tractus, pourrait être due à ce que les tractus génitaux étudiés chez les Prosobranches et chez les Pulmonés ne sont pas homologues, comme l'ont suggéré P. Lubet et W. Streiff (1969) et C. Gomot (1969). Cette explication semble cependant devoir être écartée car les tractus génitaux de Calyptraea (à l'exception du gonoducte) et de Arion paraissent avoir la même origine ectodermique.

En fait, à l'exception des travaux de P. Brisson qui s'opposent à ceux de P. Laviolette, ces résultats ne sont peut-être qu'en contradiction apparente et peut-être même se complètent-ils dans la mesure où les travaux sur les Prosobranches concernent la différenciation du tractus génital et les observations de P. Laviolette sur les Pulmonés, le fonctionnement des annexes glandulaires de ce tractus.

Bibliographie

ABELOSS M. (1943).- Effets de la castration chez un Mollusque (Limax maximus). C. R. Acad. Sci, Paris, t. 216, p. 90-92.

ABELOSS M. (1944) - Recherches expérimentales sur la croissance. La croissance des Mollusques Arionidés. Bull. Biol., 78, p. 215-256.

ARVY L. (1952) - Contribution à l'étude des Trématodes parasites de Columbella rustica L. (Gastéropode Prosobranche). Ann. Parasitol, 27, p. 485-498.

BRISSON P. (1967) - La castration chirurgicale chez Bulinus (contortus Michaud) truncatus (Audouin) (Mollusque Gastéropode Pulmoné). C. R. Acad. Sci., Paris, t. 264, p. 131-133.

BRISSON P. (1970) - Contribution à l'étude des corrélations entre les différentes régions de l'appareil génital, par castration, ablation, implantation, chez quelques Mollusques Gastéropodes Pulmonés Basommatophores et principalement chez Bulinus truncatus (Audouin). Thèse Sci., Poitiers, 154 p., 14 pl.

BRUNNACKER-DAUR M. (1955) - Die Einwirkungen von Trematoden auf Wasserchnecken Ein Beitrag zum Wirt-Parasit-Verhältnis. Z. Parasitenkunde, 17, 3, p. 193-216.

CHALAUX J. (1935) - Sporocystes d'un Brachylemus dujardini chez Helix aspersa. Bull. Soc. Sc. Bretagne, 12, p. 53-57.

COE W. R. (1942) - The reproductive organs of the Prosobranch Mollusk Crepidula onyx and their transformation during the change from male to female phase. J. Morph., 70, p. 501-512.

FILHOL J. (1938) - Recherches sur la nature des Lépidosomes et les phénomènes cytologiques de la sécrétion chez les Gastéropodes Pulmonés. Arch. Anat. Micr., 34, p. 155-439.

GARNAULT P. (1889) - La castration parasitaire chez Helix aspersa. Bull. Sc. Fr. Belg., 20, p. 137-141.

GIESE M. (1915) - Der genital apparat von Calyptraea sinensis, Crepidula unguiformis, Capulus hungaricus. Z. Wissensch. Zool. Dtsch., 114, p. 169-231.

GOMOT L. (1969) - Différenciation sexuelle des Mollusques en cultures d'organe. Cours et Documents de Biologie. Gordon et Breach, édit., Paris, p. 109-140.

GOTTFRIED H., DORFMAN R.I., FORCHIELLI E. et WALL P.E. (1967) - Aspects of the Reproductive Endocrinology of the Giant Land Slug Ariolimax californicus (Stylommatophora : Gastropoda). Gén. and Comp. Endocrinol. Abstr., 9, 3.

GOULD H.N. (1917) - Studies on sex in the hermaphrodite Mollusc Crepidula plana. I, History of the sexual cycle. J. Exper. Zool., 23, p. 1-52.

HARRY H.W. (1965) - Evidence of a gonadal hormone controlling the development of the accessory reproductive organs in Taphius glabratus (Say). Gastropoda, Basommatophora. Trans. Amer. Microscop. Soc., 84, p. 157.

ISHIKI H. (1936) - Sex changes in Japanese slipper limpets Crepidula aculeata and Crepidula walshi. J. Sc. Hiroshima Univ., 4, p. 91-99.

ISHIKI H. (1939) - Histological studies on the sexual organs during sex changes of Crepidula aculeata and Crepidula walshi. J. Sc. Hiroshima Univ., 6, p. 103-113.

JOOSE J. (1964) - Dorsal bodies and dorsal neurosecretory cells of the cerebral ganglia of Lymnea stagnalis. L. Arch. Neerl. Zool., 16, p. 1-103.

KLEINSTEUBER H. (1913) - Die Anatomie von Trochita, Calyptraea und Janacus. Zool. Jahp., Suppl. 13, Fauna Chilensis, p. 385-476.

LARAMBERGUE M. de (1939) - Etude de l'aufécondation chez les Gastéropodes Pulmonés. Recherches sur l'aphallie et la fécondation chez Bulinus (Isodora) contortus Michaud.

LAVIOLETTE P. (1954) - Rôle de la gonade dans le déterminisme humoral de la maturité glandulaire du tractus génital chez quelques Gastéropodes Arionidae et Limacidae. Bull. Biol. Fr. Belg., 88, p. 310-332.

LE BRETON J. (1969) - Analyse expérimentale comparée des facteurs déterminants du cycle du tractus génital mâle chez un Gastéropode hermaphrodite Crepidula fornicata Phil. et chez un Gastéropode gonochorique Littorina littorea L. Thèse Sci., Caen, 113 p., 9 pl., 21 tabl.

LE BRETON J. (1970) - Evolution et chute du pénis, étude de l'influence du jeûne chez Littorina littorea L. Mollusque Gastéropode Prosobranche. C. R. Acad. Sci., Paris, t. 271, p. 534-536.

LINKE O. (1934) - Beiträge zur sexalbiologie der Littorinen. Z. Morph. Oekol. Tiere, 28, p. 170-177.

LUBET P. & STREIFF W. (1969) - Etude expérimentale de l'action des ganglions nerveux sur la morphogenèse du pénis et l'activité génitale de Crepidula fornicata Phil. (Mollusque Gastéropode). Cours et Documents de Biologie, Gordon et Breach édit., Paris. p. 141-159.

LUSIS O. (1961) - Post-embryonic changes in the reproductive system of the slug Arion ater rufus. Proc. Zool. Soc., London, 137, p. 433-468.

PELSENEER P. (1906) - Trématodes parasites des Mollusques marins. Bull. Sc. Fr. Belg., 40, p. 161-186.

SILBERZAHN N., STREIFF W., LE BRETON J. et LUBET P. (1969) - Rôle du complexe pédio-pleural dans la régression du pénis chez Crepidula fornicata Phil. et chez Littorina littorea L. Gen and Comp. Endocrinol., 13, (3).

STREIFF W. (1966) - Etude endocrinologique du déterminisme du cycle sexuel chez un Mollusque hermaphrodite protandre Calyptrea sinensis L. I, mise en évidence par culture in vitro de facteurs hormonaux conditionnant l'évolution du tractus génital mâle. Ann. Endocrinol., Paris, 27, suppl. 3 bis, p. 385-400.

STREIFF W. (1967) - Etudes cytologiques et endocrinologiques sur le cycle sexuel de Calyptraea sinensis L. (Mollusque Prosobranche hermaphrodite protandre). Thèse Sci., Toulouse, 261 p. 29 pl.

STREIFF W. (1967 b) - Etude endocrinologique du déterminisme du cycle sexuel chez un Mollusque hermaphrodite protandre Calyptrea sinensis L. II, mise en évidence par culture in vitro, de facteurs hormonaux conditionnant l'évolution du tractus génital femelle. Ann. Endocrinol., Paris, p. 461-472.

STREIFF W. et LE BRETON J. (1970 a) - Etude endocrinologique des facteurs régissant la morphogenèse et la régression du pénis chez un Mollusque Prosobranche gonochorique Littorina littorea L. C.R. Acad. Sci., Paris, t. 270, p. 547-549.

STREIFF W. et LE BRETON J. (1970 b) - Etude comparée en culture in vitro des facteurs responsables de la morphogenèse et de la régression du tractus génital mâle externe chez deux Mollusques Gastéropodes Prosobranches : Crepidula fornicata Phil. (espèce protandre) et Littorina littorea L. (espèce gonochorique). C.R. Acad. Sci., Paris, t. 270, p. 632-634.

STREIFF W. et LUBET P. (1969) - Influence des ganglions cérébroïdes dans le déterminisme du cycle sexuel d'un Mollusque hermaphrodite Crepidula fornicata Phil. Gen. and Comp. Endocrinol., 13, (3).

STREIFF W., LE BRETON J. et SILBERZAHN N. (1970) - Non spécificité des facteurs hormonaux responsables de la morphogenèse et du cycle du tractus génital mâle chez les Mollusques Prosobranches. Ann. Endocrinol. Paris, 31, (3), p. 548-556.

WESENBERG-LUND E. (1931) - Contribution of the development of the Trematoda digena. I, the Biology of Leucochloridium paradoxum. Mem. Ac. Roy. Sci. Litt. Danemark, 9è série, 4, p. 89-142.

Table des matières

Haliotis. 1971. Vol. 1(2) : 229-230

CYCLE BIOLOGIQUE DE *FERRISSIA WAUTIERI* (BASOMMATOPHORE)

par Jacques WAUTIER

Le cycle vital du jeune qui vient d'éclore (0,6 mm) peut s'orienter selon deux voies différentes.

Le plus souvent, tout le cycle s'effectue sous la forme ancyloïde.

Plus rarement, la croissance est interrompue par la sécrétion d'un septum et l'animal devient "septifère" ; une reprise de la croissance conduira à un adulte post-septifère. Le changement du mode de croissance s'annonce par un pincement de la coquille; il survient toujours à un stade très précoce du développement (taille comprise entre 1,1 et 2,2 mm) et exclusivement chez des individus immatures. Au stade septifère, le septum obture partiellement le péristome qui ne s'agrandit plus. L'animal cesse de s'alimenter. De graves perturbations affectent la structure de presque tous les organes dont les cellules présentent des figures de dégénérescence proches d'une véritable déshydratation. Seuls les téguments, le rein, le coeur et le système circulatoire gardent leur aspect primitif ; parmi ces derniers organes, seul le rein continue d'exercer une activité normale. Ces modifications histophysiologiques, décelées par l'étude histologique, sont actuellement étudiées au microscope électronique. Après un temps variable , l'animal redevient actif. La coquille reprend sa croissance autour du péristome rétréci. Les organes retrouvent leur structure normale et leurs fonctions.

Durant l'édification du septum, on observe, par transparence sur l'animal vivant, un déplacement des organes puis leur tassement dans le fond de la poche viscérale; lors de la réalisation du stade post-septifère se produit une remontée des organes. C'est ainsi que le coeur migre de l'avant vers l'arrière et de la gauche vers la droite. Ce déplacement s'accompagne d'une diminution progressive du nombre des pulsations qui, à 25°, passe de 90 à 20 par minute. Position et rythme du coeur demeurent stables pendant toute la durée de l'état septifère. Lors de la reprise de la croissance, le coeur remonte vers l'avant et va se placer dans le quart antérieur gauche du pavillon nouvellement formé. Le rythme cardiaque reprend sa valeur normale en huit jours.

La formation du septum n'est pas, comme on le pensait, une réaction de défense contre la sécheresse. Ne pouvant apparaître qu'une seule fois, à un moment déterminé de la vie de l'animal, lorsque celui-ci ne s'est pas encore reproduit, le stade septifère réalise un état original dans lequel une résistance particulière est liée à un très bas métabolisme.

La population sur laquelle nous travaillons est presque totalement aphallique. Nous n'avons trouvé que 3 % d'individus parfaitement euphalliques ; l'appareil mâle comporte alors un flagellum glandulaire. L'autofécondation est la règle. En 14 ans, sur le terrain et dans les élevages, nous n'avons jamais observé d'accouplement . Les sujets élevés en isolement complet depuis l'éclosion ont tous donné des oeufs viables. La gamé-

togenèse et les gamètes sont normales. La capsule ovigère (0, 7 mm) renferme normalement un oeuf unique. La ponte, le tournage de la capsule, le développement embryonnaire et l'éclosion ont été observés. Vers la vingtième heure après la ponte, lorsque l'embryon sort du chorion, les deux globules polaires qui demeurent fixés à cette enveloppe sont bien visibles.

WAUTIER (J.) et BADARELLI-MILLE (M.), 1966. - Migration du coeur et rythme cardiaque chez *Gundlachia (Kincaidilla) wautieri* (Mirolli) (Mollusque Basommatophore). Bull. mens. Soc. Linn. Lyon, 35, p. 228-237.

WAUTIER (J.), HERNANDEZ (M.-L.) et RICHARDOT (M.), 1966. - Anatomie, histologie et cycle vital de *Gundlachia wautieri* (Mirolli) (Mollusque Basommatophore). Ann. Sc. Nat. Zool., 12, VIII, p. 495-566.

Note présentée au Congrès de la Société Française de Malacologie à Caen le 7 septembre 70.

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences - 69 - LYON.

TABLE DES MATIERES DU VOLUME 1

COMMUNICATIONS AU CONGRES DE CAEN

Pages

INDEX DES NOMS D'AUTEURS



SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE

fondée en 1969

Siège Social : 55, rue de Buffon, PARIS 5°. Tél. 331-38-95

La Société Française de Malacologie a été fondée le 29 janvier 1969. Elle a pour but d'encourager et de développer toute étude concernant les Mollusques actuels et fossiles, de faciliter les relations entre les malacologistes et de les documenter sur les recherches en cours dans les différents laboratoires de France ou d'autres pays. L'association est dirigée par un Conseil d'Administration de douze membres élus pour trois années par l'Assemblée Générale ordinaire.

Les demandes d'adhésion sont ratifiées par le Conseil d'Administration; aucune condition particulière n'est exigée pour être membres, personnes physiques ou personnes morales (Laboratoires, Associations, Sociétés). Le montant annuel de la cotisation est de 35 F pour les personnes physiques et de 50 F pour les personnes morales. Il est payable par mandat ou chèque à l'ordre de la "Société Française de Malacologie, 55 rue de Buffon, PARIS 5°, C.C.P. 30 387-66 PARIS".

Chaque membre de la Société reçoit des circulaires d'informations ronéotées ainsi que la revue "HALIOTIS" éditée par la Société. Parmi les circulaires, l'information bibliographique est diffusée aux membres par une liste de tous les travaux malacologiques reçus au Siège Social au cours de chaque trimestre (quatre circulaires bibliographiques dans l'année).

Toutes demandes, d'adhésion ou de renseignements, doivent être adressées au Secrétariat de la Société.

Dépôt légal : 4e trimestre 1971